Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	47	19	Brux. 31.5.1971

ECOLOGIE THEORIQUE. SIMULATION D'UN SYSTEME ECOLOGIQUE DE 6 POPULATIONS ANIMALES VIVANT DANS 2 ZONES CLIMATIQUEMENT DIFFERENTES

I. Matériel et méthodes

PAR

R. R. TERCAFS (Chaudfontaine) (1)

(Avec 2 dépliants)

SOMMAIRE

(1) Chercheur qualifié du Fonds national de la Recherche scientifique (F. N. R. S.). Bénéficiaire d'un Crédit aux chercheurs du F. N. R. S.

Pages

INTRODUCTION

Depuis plusieurs années, on s'efforce d'utiliser le plus possible des méthodes mathématiques dans la manipulation des données biologiques. Ces méthodes sont principalement employées dans l'étude des populations animales ou végétales et dans leurs relations avec l'environnement.

Une première approche consiste à essayer d'inférer une équation mathématique à partir d'une courbe expérimentale, tracée à partir de résultats biologiques. Une équation est ainsi élaborée pour que sa représentation graphique soit comprise dans la surface globalisant les données de l'expérience. Un test de corrélation effectué permet rarement de constater une bonne correspondance entre les deux tracés. Bien mieux, habituellement, il est possible de construire un nombre quelconque de courbes différentes rendant compte de façon approximative des valeurs des résultats expérimentaux. Il est clair qu'une telle équation peut être considérée, au maximum, comme une moyenne des données des expériences. Elle ne peut, en aucun cas, représenter une « loi » biologique et les différents paramètres mathématiques utilisés n'ont en soit aucune signification biologique (voir, par exemple, les travaux de : BURNETT, 1953b; LEON, 1968; UTIDA, 1941a, b, c, d, e, 1942a, b, 1943a, b, c, 1950).

Heureusement, ces applications naïves des mathématiques à la biologie ne sont pas les seules tentatives effectuées pour quantifier davantage les

observations et les concepts biologiques. En effet, une autre voie existe. Elle consiste en l'élaboration de modèles.

Dans ce cas, des facteurs biologiques simples, les composants de base d'un phénomène, sont représentés par une série de symboles. Ces facteurs sont associés dans une équation où dans une série d'équations exprimant des relations biologiques.

Par des manipulations et des additions appropriées, on obtient ainsi une représentation mathématique, un modèle, équivalente aux phénomènes biologiques à étudier. Dans ce cas, et ceci est très important, les paramètres des équations ne sont pas quelconque mais représentent des facteurs biologiques ou leurs relations.

L'utilisation de ces équations permet de prédire des effets suivant certaines causes, même en dehors des limites des données biologiques généralement disponibles. Les extrapolations effectuées permettent, d'une part, de vérifier les hypothèses de base et, d'autre part, de mettre en évidence de nouveaux phénomènes.

Un certain nombre d'équations de ce genre ont été construites. Nous allons étudier systématiquement les principaux modèles proposés et voir sur quelles bases biologiques ils reposent. Nous partirons des plus simples pour en arriver aux plus complexes.

Nous envisagerons ainsi successivement :

I. Les modèles déterministes.

1. Population croissant indéfiniment.
2. Population affectée d'un coefficient de natalité et de mortalité.
3. Population croissant dans un espace limité. Equation de VERHULST.
4. Croissance de deux populations dans un espace limité.
5. Relation entre proies et prédateurs. Equations de LOTKA-VOLTERRA.
6. Modèles à multi-relations. Méthode de GARFINKEL *et al.*

II. Les modèles stochastiques.

1. Population croissant dans un espace limité. Equation modifiée de VERHULST.
2. Relations entre proies et prédateurs. Equations modifiées de LOTKA-VOLTERRA.

Le modèle que nous proposons plus loin se différentie des tentatives précédentes par un parti pris, à la base, de simplicité. Les équations que nous proposons ne sont pas immédiatement déduites de résultats expérimentaux. Elles ne sont pas non plus construites à partir de globalisations de multiples paramètres (coefficient de croissance, par exemple). Au contraire, notre modèle est constitué d'un grand nombre d'équations réduites représentant chacune un phénomène biologique évident. Par exemple; il est bien certain que les animaux se déplacent à une certaine vitesse V.

Cette succession d'équations simples est alors intégrée dans un modèle global où l'on calcule, à l'aide d'un ordinateur, les relations entre les divers paramètres. Les résultats peuvent sortir suivant diverses formes dont la plus commode semble être la représentation graphique des nombres d'animaux de chaque population, en fonction du temps.

Le but de l'étude est de posséder ainsi un modèle général ou tous les paramètres sont parfaitement caractérisés. Puis d'expérimenter sur ce modèle pour mettre en évidence les interactions lointaines entre les variables.

Le travail présenté ici détaille les paramètres et les méthodes utilisées.

I. LES MODELES DETERMINISTES

1. Population croissant indéfiniment

Les propositions utilisées dans ce modèle très simplifié sont les suivantes (Yule, 1924) :

- les organismes sont considérés comme étant immortels;
- leur coefficient de reproduction est le même pour chaque individu et ne varie pas avec le temps;
- il n'y a pas d'interaction entre les individus;
- l'espace dans lequel les animaux peuvent vivre n'a pas de limite.

Si N_t = nombre d'organismes au temps t
λ = coefficient de reproduction

On a :

$$\frac{dN_t}{dt} = \lambda N_t$$

Si la population au temps O était N_o, on en déduit :

$$N_t = N_o e^{\lambda t}$$

La croissance de la population est donc exponentielle, dans ces conditions.

Au point de vue biologique, cette équation a évidemment une portée très limitée car les propositions de base sont trop simples. Elle n'est d'application — limitée dans le temps — que dans le cas de certaines croissances cellulaires.

2. Population affectée d'un coefficient de natalité et de mortalité

Les propositions utilisées sont les mêmes que dans le modèle précédent avec l'addition d'un coefficient supplémentaire de mortalité μ.

On a immédiatement :

$$N_t = N_o e^{(\lambda - \mu)t}$$

L'utilisation de cette équation est aussi limitée que la précédente.

3. Population croissant dans un espace limité. Equation de Verhulst

Ce modèle est le plus ancien qui ait jamais été présenté puisqu'il est dérivé des travaux de VERHULST (1838).

Dans ce modèle, les organismes sont considérés comme ne pouvant croître indéfiniment : leur coefficient de reproduction est fonction de la densité de la population : $\lambda = f(N)$.

On a :

$$\frac{dN}{dt} = N f(N)$$

Si l'on considère que λ est une fonction linéaire de N, on peut écrire :

$$\lambda = f(N) = a - bN \qquad \text{avec } a \text{ et } b > O$$

D'où :

$$\frac{dN}{dt} = N(a - bN) \qquad (3.1)$$

Qui peut s'écrire :

$$\frac{dN}{N} + \frac{b \quad dN}{(a - bN)} = a\,dt$$

En intégrant, on obtient :

$$\frac{N_t}{(a - bN_t)} = C\,e^{at}$$

C étant une constante d'intégration.

D'où :

$$N_t = \frac{C\,a\,e^{at}}{1 + C\,b\,e^{at}} = \frac{a/b}{1 + e^{-at}/Cb}$$

En choisissant C tel que $Cb = e^{-at_o}$ (BARTLETT, 1960), on a :

$$N_t = \frac{a/b}{1 + e^{-a(t-t_o)}}$$

La valeur N_t tend donc vers une limite — a/b —, quand t tend vers l'infini : la population atteint un niveau de saturation.

Cette equation a été utilisée de nombreuses fois car, dans certains cas, il existe une bonne concordance entre les résultats expérimentaux obtenus et le modèle (GAUSE, 1934; LOTKA, 1925; ODUM, 1959; PEARL, 1924, 1932, 1934; PEARL *et al.*, 1920, 1922).

Examinons, maintenant, le postulat biologique de base utilisé dans ce modèle : le coefficient de reproduction d'une population dépend, d'une façon linéaire, de la densité des organismes.

Ce postulat pèche malheureusement par une trop grande simplicité. Les recherches de STANLEY (1932 a et b, 1934) montre ainsi que le nombre d'œufs pondus par *Tribolium confusum* DUV., dans des conditions expérimentales contrôlées, dépend d'au moins 14 facteurs. Les ramener à un seul est évidemment une utopie.

Néanmoins, de par sa flexibilité — il suffit de donner des valeurs appropriées à a et b ou d'ajouter des constantes, l'équation de VERHULST a été largement utilisée. ULLYETT (1953) a discuté longuement les nombreux manques de ce modèle qui peut être considéré, en fait, comme une simple formulation mathématique d'une courbe empirique, les facteurs utilisés dans les équations n'ayant une signification biologique imprécise, malgré des formulations nouvelles telles celles de LEWIS (1942), LEFKOVITCH (1965, 1966), LESLIE (1945, 1948, 1957, 1958, 1959, 1960), LESLIE *et al.* (1940, 1949), LEWIS (1942), POLLARD (1966) et VANDERMEER (1969).

4. CROISSANCE DE DEUX POPULATIONS DANS UN ESPACE LIMITÉ

Ce modèle est directement déduit de l'équation précédente (§ 3) mais sa formulation en est plus complexe. On va considérer, en effet, que le coefficient de reproduction d'une espèce 1 est limité par la densité de la population 1 mais aussi par la population 2.

On a les paramètres suivants :

espèce 1	espèce 2
a_1	b_{11}
a_2	b_{22}
b_{12}	b_{21}

a, b_{11}, a_2 et b_{22} sont semblables à a et b du § 3.

b_{12} exprime la façon dont la présence de l'espèce 2 affecte la croissance de l'espèce 1.

b_{21} exprime la façon dont la présence de l'espèce 1 affecte la croissance de l'espèce 2.

On obtient ainsi les 2 équations différentielles suivantes, N_1 et N_2 étant le nombre d'individus de l'espèce 1 et de l'espèce 2.

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 (a_1 - b_{11} N_1 - b_{12} N_2)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 (a_2 - b_{21} N_1 - b_{22} N_2)$$

Ces deux équations n'ont pas de solutions immédiates. On arrive cependant à les résoudre en introduisant une simplification supplémentaire. On va considérer que l'effet inhibiteur sur la croissance de la densité totale des populations 1 et 2 est identique sur 1 et 2. En d'autres termes, chaque individu de l'espèce 1 ou 2 entre en compétition avec une population de dimension $N = N_1 + pN_2$, p étant un facteur indiquant que les deux espèces peuvent avoir un effet inhibiteur différent.

Comme dans le cas 3.1, le système d'équations différentielles peut alors s'écrire :

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 (a_1 - b_1 N) \quad (4.1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 (a_2 - b_2 N) \quad (4.2)$$

Ce qui revient à dire que :

$$b_{11} N_1 + b_{12} N_2 = b_1 N$$
$$b_{21} N_1 + b_{22} N_2 = b_2 N$$

En remplaçant N par sa valeur, on a :

$$b_{11} N_1 + b_{12} N_2 = b_1 (N_1 + pN_2)$$
$$b_{21} N_1 + b_{22} N_2 = b_2 (N_1 + pN_2)$$

D'où :

$$N_1 (b_{11} - b_1) + N_2 (b_{12} - pb_1) = 0$$
$$N_1 (b_{21} - b_2) + N_2 (b_{22} - b_2 p) = 0$$

Comme N_1 et N_2 sont positifs, on a :

$$b_{11} = b_1$$
$$b_{21} = b_2$$

$$\frac{b_{12}}{b_1} = p \text{ ou } \frac{b_{12}}{b_{11}} = p$$

$$\frac{b_{22}}{b_2} = p \text{ ou } \frac{b_{22}}{b_{21}} = p$$

D'où :

$$b_{12}\, b_{21} = b_{11}\, b_{22}$$

Les équations 4.1 et 4.2 peuvent alors s'écrire :

$$\frac{dN_1}{dt} \cdot \frac{1}{N_1} = \frac{d}{dt} \ln N_1 = a_1 - b_1 N$$

$$\frac{dN_2}{dt} \cdot \frac{1}{N_2} = \frac{d}{dt} \ln N_2 = a_2 - b_2 N$$

En éliminant N, on a :

$$\frac{d}{dt} (b_2 \ln N_1 - b_1 \ln N_2) = \frac{d}{dt} \ln \left(\frac{N_1^{b_2}}{N_2^{b_1}}\right) = a_1 b_2 - a_2 b_1$$

Si N_0^1 et N_0^2 sont les populations de l'espèce 1 et de l'espèce 2 au temps O, on a :

$$\frac{N_1^{b_2}}{N_2^{b_1}} = \frac{(N_0^1)^{b_2}}{(N_0^2)^{b_1}} e^{(a_1 b_2 - a_2 b_1)\, t}$$

Si $a_1 b_2 > a_2 b_1$ N_2 tend vers O
Si $a_1 b_2 < a_2 b_1$ N_1 tend vers O

La restriction originelle $b_{12}\, b_{21} = b_{11}\, b_{22}$ peut être modifiée et devenir $b_{12}\; b_{21} \neq b_{11}\; b_{22}$.

Dans ces conditions, 4 cas peuvent se produire suivant les valeurs choisies (SLOBODKIN, 1961) :

- — l'espèce 1 disparaît;
- — l'espèce 2 disparaît;
- — il apparaît un équilibre stable;
- — il apparaît un équilibre instable.

Ces équations et leurs résultats peuvent apparaître en biologie car elles semblent, par la variété de leurs résultats, représenter davantage les variations des populations d'organismes. Mais il s'agit d'une illusion. Les coefficients *a*, *b*, b_{11}, etc, n'ont qu'une signification biologique très vague et regroupent un grand nombre de phénomènes qui ne sont pas constants.

Théoriquement, cependant, ces équations pourraient être de quelque utilité dans le cas de populations expérimentales croissant dans des conditions d'une grande stabilité. C'est ce que GAUSE (1935) et GAUSE *et al.* (1935) avaient obtenu avec des Protozoaires. Cependant, dans le cas d'Insectes, il faut vraiment être de bonne volonté pour voir une relation bien définie entre les résultats et les prévisions des équations (CROMBIE, 1945, 1946).

Dans le cas des Poissons, WALTERS (1969) a étudié un modèle analogue en subdivisant les populations en plusieurs groupes d'âge. Les résultats obtenus sont plus convaincants mais restent soumis aux mêmes critiques : des caractères variables sont considérés comme constants.

5. RELATIONS ENTRE PROIES ET PRÉDATEURS. EQUATIONS DE LOTKA-VOLTERRA

Dans ce modèle, les relations entre les populations sont d'un type différent : on considère des espèces prédatrices (ou parasites) et leurs proies.

Si H représente la population des proies et P les prédateurs (ou les parasites), on peut supposer que (VOLTERRA, 1926, 1937, 1938; LOTKA, 1907, 1912, 1920, 1923, 1932 a et b) :

$$\frac{dH}{dt} = (a_1 - b_1 P)\, H$$

$$\frac{dP}{dt} = (-\, a_2 + b_2 H)\, P$$

a_1 = coefficient de reproduction de l'espèce 1 (proies);

b_1 = coefficient de mortalité de l'espèce 1 due à l'attaque des prédateurs;

a_2 = coefficient de reproduction de l'espèce 2 (négatif = de mortalité, quand les proies sont absentes);

b_2 = coefficient de reproduction de l'espèce 2 quand des proies sont disponibles.

On a :

$$\frac{dH}{dP} = \frac{(a_1 - b_1 P)\, H}{(-\, a_2 + b_2 H)\, P}$$

D'où :

$$a_2 \left(\frac{dH}{H}\right) - b_2\, dH + a_1 \left(\frac{dP}{P}\right) - b_1\, dP = O$$

En intégrant, on obtient :

$$a_2 \ln H - b_2 H + a_1 \ln P - b_1 P = C$$

Cette équation peut se représenter par une courbe fermée, les variations de H et de P étant cycliques. Pour des cycles de faible amplitude, la courbe résultante tend vers une ellipse (CHIANG, 1954).

Une équation aussi simple, donnant des cycles à allure si « biologique » a eu un très grand succès. Elle est très facile à simuler sur un ordinateur analogique (ANON., 1965). THOMPSON (1922 a, b, c, 1924, 1928, 1929) a largement utilisé ce type d'équation pour l'étude des parasites entomophages. BODENHEIMER (1938) et BODENHEIMER *et al.* (1952) ont pu mettre en évidence des variations des cycles en imaginant des actions catastrophiques. Mais ces manipulations (UTZ, 1961; UTZ *et al.*, 1963) ne doivent pas faire oublier que ces modèles sont basés sur des notions très discutables :

- on imagine que les coefficients de reproduction et de mortalité sont indépendants de la densité de population. C'est évidemment une erreur, largement démontrée (HOLLING, 1959 a et b; 1961, 1963; UTIDA, 1943; WATT, 1959);
- on imagine aussi que — dans le cas du parasitisme — les parasites ne font pas la distinction entre les hôtes déjà parasités et les individus sains. Biologiquement, cette supposition est erronée : la plupart des femelles de parasites distinguent parfaitement les hôtes adéquats (JONES, 1937; LLOYD, 1938; SALT, 1932, 1934; ULLYETT, 1936, 1943, 1945, 1949 a et b).

Des améliorations ont été apportées aux équations originales de LOTKA-VOLTERRA (BAILEY, 1931, 1933 a, b, 1934; NICHOLSON *et al.*, 1935; ODUM *et al.*, 1954; VARLEY, 1959; WANGESKY *et al.*, 1956, 1957) en faisant intervenir notamment des décalages dans le temps entre le moment de la fécondation et l'apparition des nouvelles générations. Ces additions restent malheureusement toujours très en deçà de la réalité biologique. Aucune de ces améliorations ne faisant intervenir par exemple que l'efficacité des parasites diminue lorsque la population augmente, ni l'influence des facteurs physiques pourtant bien connus (BURNETT, 1953 a, b, 1956, 1958, 1959; DE BACH *et al.*, 1941, 1945, 1947; MILLER, 1959, 1960; RESCIGNO *et al.*, 1965, 1967; RESCIGNO, 1968; ULLYETT, 1949 a et b; WATT, 1959).

6. MODÈLE À MULTI-RELATIONS. MÉTHODE DE GARFINKEL ET AL.

Les équations étudiées précédemment sont basées sur un petit nombre de relations entre les organismes. Depuis quelques années, l'utilisation des ordinateurs permet d'utiliser des modèles constitués d'un grand nombre d'équations simples (CHANCE *et al.*, 1960, 1962; GARFINKEL *et al.*,

1961, 1964 a, b, 1967; GARFINKEL, 1962 a, b, 1965; LARSON *et al.*, 1962; voir aussi MANN, 1969).

La base des relations est une analogie avec la loi d'action des masses :

$$A + B \rightarrow C + D$$

$$\frac{-dA}{dt} = \frac{-dB}{dt} = k\,(A)\,(B)$$

Le modèle biologique considère l'existence des catégories biologiques suivantes :

GRS = herbe;
RTS = racines, inaccessibles aux herbivores;
FRB = herbivore nourri, pouvant se reproduire;
SRB = herbivore sous-alimenté, ne se reproduit pas.

Des équations différentielles calculées numériquement sont associées :

$$\frac{d\,(GRS)}{dt} = k_8\,(RTS) + k_1\,(GRS) - k_9\,(GRS)^2 - k_7\,(FRB)\,(GRS) - k_2\,(SRB)\,(GRS)$$

$$\frac{d\,(SRB)}{dt} = k_4\,(FRB) - k_5\,(SRB) - k_2\,(GRS)\,(SRB)$$

$$\frac{d\,(FRB)}{dt} = k_3\,(FRB) + k_2\,(GRS)\,(SRB) - k_6\,(FRB) - k_4\,(FRB)$$

Ces équations, qui peuvent être complétées par l'addition de prédateurs, demandent un certain nombre de remarques.

Comme dans les modèles précédents, il est admis implicitement que les animaux se reproduisent constamment et de façon linéaire, et que les « jeunes » sont immédiatement aptes à se reproduire, ce qui est faux évidemment. De plus, les coefficients de reproduction sont supposés être indépendants de la densité de la population, ce qui est aussi inexact. Néanmoins, cette méthode est intéressante car elle permet d'introduire un grand nombre de paramètres.

II. LES MODELES STOCHASTIQUES

Les modèles déterministes décrits précédemment peuvent être modifiés et transformés en modèles stochastiques (BAILEY, 1950, 1957, 1968; BARTLETT, 1955, 1956, 1957, 1960; BARTLETT *et al.*, 1960; BERTRAND, 1962).

Diverses équations ont été modifiées. Nous n'en retiendrons que les principales.

1. Population croissant dans un espace limité. Equation modifiée de Verhulst

Les coefficients de reproduction et de mortalité du modèle déterministe sont remplacées par :

la probabilité d'une naissance au temps dt est $(\alpha_1 N - \beta_1 N^2)\, dt$;
la probabilité d'un décès au temps t est $(\alpha_2 N - \beta_2 N^2)\, dt$.

Les coefficients sont réunis par la relation :

$$\alpha_1 - \alpha_2 = \alpha$$
$$\beta_1 + \beta_2 = \beta$$

Si dt est petit, on peut écrire (Bartlett, 1957) :

$$dN = (\alpha N - \beta N^2)\, dt + dZ_1 - dZ_2 \qquad (1.1)$$

dZ_1 et dZ_2 étant des variables indépendantes de Poisson à moyenne nulle et de variance :

pour dZ_1 : $(\alpha_1 N - \beta_1 N^2)$
pour dZ_2 : $(\alpha_2 N - \beta_2 N^2)$

La comparaison entre les résultats obtenus en utilisant les modèles stochastiques et déterministes de ce type a été effectuée (Feller, 1939, 1940; Bailey, 1950). Les valeurs calculées avec l'équation (1.1) semblent se rapprocher davantage de la réalité. Mais elles restent d'un usage très difficile. Dans la pratique, on ne voit pas très bien ce que ce genre d'équations apporte de nouveau quant à la compréhension des phénomènes biologiques.

2. Relations entre proies et prédateurs. Equations modifiées de Lotka-Volterra

L'équation de Lotka-Volterra :

$$\frac{dN_1}{dt} = (a_1 - b_{11} - b_{12} N_2)\, N_1$$

peut s'écrire de façon plus précise (Piélou, 1969) :

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1\, (\lambda_1\, (N_1/N_2) - \mu_1\, (N_1/N_2))$$

où λ_1 (N_1/N_2) est le coefficient de reproduction de N_1 en présence de N_1 représentants de sa propre espèce et de N_2 représentants de l'espèce 2. et où μ_1 (N_1/N_2) est le coefficient de mortalité de N_1 en présence de N_1 représentants de l'espèce 1 et de N_2 représentants de l'espèce 2.

Si

$$\lambda_1 (N_1/N_2) = a_{1_b} - b_{11_b}N_1 - b_{12_b}N_2$$
$$\mu_1 (N_1/N_2) = a_{1_d} + b_{11_d}N_1 + b_{11_d}N_1 + b_{12_d}N_2$$

On a :

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 \left((a_{1_b} - a_{1_d}) - (b_{11_b} - b_{11_d})N_1 - (b_{12_b} - b_{12_d})N_2 \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 \left((a_{2_b} - a_{2_d}) - (b_{21_b} - b_{21_d})N_1 - (b_{22_b} - b_{22_d})N_2 \right)$$

En utilisant ces équations et des valeurs de coefficients variables, BARNETT (1962) a établi un certain nombre de courbes. Mais encore une fois, la méthode pèche par la base : les coefficients choisis n'ont pas de réalité biologique stricte. Les faire varier au hasard ne fait que masquer leur complexité sans les résoudre en éléments plus simples.

D'autres modifications aux équations de LOTKA-VOLTERRA ont été apportées par divers auteurs en substituant des coefficients stochastiques aux coefficients déterministes mais sans résultats nouveaux appréciables (BARTLETT, 1949, 1957, 1960; CHIANG, 1954, 1957; KENDALL, 1948, 1949; LESLIE, 1957, 1958, 1959, 1962; LESLIE *et al.*, 1958).

En conclusion, la plupart des modèles que nous venons d'étudier présentent certains défauts. Leurs hypothèses de base sont trop générales et envisagent des situations biologiques complètement inexistantes.

Le modèle que nous proposons tente d'éviter ces critiques en simulant, de la façon la plus simple possible, un certain nombre de relations biologiques de base.

MODELE MATHEMATIQUE PROPOSE

I. METHODES ET PARAMETRES

1. CHOIX DES PARAMÈTRES

La validité d'un modèle théorique dépend évidemment du choix des paramètres utilisés. Pour être réaliste, un modèle doit posséder un grand nombre de variables indépendantes et doit être structuré de façon telle que les facteurs impliqués interviennent au bon moment, aussi bien dans le temps que dans l'espace (WATT, 1955, 1956, 1959 a, b, 1960,

1961 a, b, c, 1962, 1963, 1966, 1968). Le modèle doit aussi décrire les relations complexes qui existent entre les différents paramètres biologiques et physiques. Même si certains facteurs n'ont pas encore été suffisamment étudiés sur le terrain, par exemple l'effet des variations climatiques sur la répartition et la survie d'une espèce, ils doivent être prévus dans les équations. Ces manques ne sont, en effet, que temporaires et sont quantifiés au fur et à mesure des recherches (HOLLING, 1959, 1961; MOOK *et al.*, 1960; PROP, 1960; TINBERGEN, 1960; DIXON, 1959; KRAMER, 1960).

La plupart des modèles proposés ne font pas intervenir les variations des conditions physiques ou chimiques (BEVERTON *et al.*, 1957; NICHOLSON *et al.*, 1935; SILLIMAN, 1966; WALTERS, 1969) ce qui amoindrit considérablement leur intérêt.

a. Paramètres physiques

Dans le modèle présenté ici, différentes variations climatiques ont été incluses. On ne considérera cependant, pour commencer, que 2 variables fondamentales : la température et l'humidité relative. Ces deux paramètres peuvent prendre n'importe quelle valeur suivant les nécessités de la simulation. Le fait important est que ces conditions climatiques sont rendues indépendantes dans deux zones différentes. Au même moment, deux milieux physiquement différents sont disponibles pour les organismes. Ce sont leurs paramètres biologiques, et eux seuls, qui vont être responsables de la répartition (et donc, en partie, de la densité).

b. Paramètres biologiques

Un milieu écologique, même très simple, est peuplé de différentes espèces vivantes ayant chacunes des caractéristiques différentes variant en fonction du temps, de leur état physiologique (reproduction, etc.) et des conditions climatiques.

Fondamentalement, on peut distinguer des organismes vivants immobiles (les végétaux et certains stades de la vie animales : œufs, larves, animaux endormis) et des organismes mobiles (animaux). Les relations entre les organismes d'un milieu écologique font donc intervenir une notion de déplacement caractérisé par une vitesse et un sens. Envisageons cette première notion.

— Caractéristiques du déplacement des êtres vivants

Ce paramètre — déplacement des organismes — est évidemment fondamental dans la mise au point d'un modèle. Du très grand nombre des observations biologiques existantes, il faut déduire des relations générales.

Comment, par exemple, un animal trouve-t-il sa nourriture ?

Certains parasites de Diptères (*Alysia mandacutor* PANZ. et *Mormomiella vitripennis* WALK.) sont attirés par les cadavres. En effet, leurs proies se trouvent la plupart du temps occupées à dévorer les charognes (LAING, 1937). Le principe attractif est l'odeur de putréfaction et notamment les molécules d'indol et de skatol (HOBSON, 1935, 1936).

Les femelles de *Drosophila* pondent leurs œufs sur les fruits fermentés et sont attirées par l'odeur de fermentation (BARROWS, 1907).

Cette réceptivité aux odeurs peut varier avec l'état physiologique (THORPE *et al.*, 1939).

La vue est soumise à des variations semblables. Le Papillon *Pieris brassicae* L. est attiré par la couleur des fleurs quand il est affamé mais, en période de ponte, il est spécialement réceptif à la couleur verte des feuilles (ILSE, 1937).

D'autres animaux combinent plusieurs sens dans une même approche (TINBERGEN, 1932, 1935; ULLYETT *et al.*, 1940; WARNKE, 1931).

Comment arriver à quantifier ces différents comportements ?

Divers auteurs (VARLEY *et al.*, 1963, 1968; HASSELL, 1969) ont ainsi défini, dans le cas des parasites, une surface de découverte (a) exprimant la possibilité pour une femelle de découvrir et d'attaquer un hôte adéquat. Si la densité de la population de parasite est p, la densité initiale des hôtes est h_0 et la densité finale des hôtes est h_1, on a :

$$p \, . \, a = \log_e \frac{h_0}{h_1} \qquad (1.1) \text{ (HASSEL, 1969)}$$

NICHOLSON (1933) et NICHOLSON *et al.* (1935) ont supposé que cette surface de découverte diminue lorsque la densité des parasites augmente.

Mais d'autres facteurs peuvent influencer (a) :

Chez *Carcellia gnava* (MEIG.) (Tachinide), la recherche des larves *Bupalus pinarius* (L.) s'intensifie avec l'ensoleillement (KLOMP, 1959).

Chez l'ichneumon *Nemeritis canescens* (GRAV.), à la recherche des chenilles d'*Ephestia cautella* (WALK.), la surface de recherche augmente lorsque la densité des hôtes augmente (TAKAHASHI, 1968), atteint un maximum puis se réduit (HOLLING, 1959).

A la recherche des *Anagasta kühniella* (ZELL.), en laboratoire, la valeur de (a) peut se quantifier suivant :

$$\log_{10} a = - 1.22 - 0.54 \log_{10} p$$

(HUFFAKER *et al.*, 1969)

En reprenant les résultats de différents auteurs (BURNETT, 1956, 1958; ULLYETT, 1949 a, b), HASSEL *et al.* (1969) ont pu définir (a) suivant :

$$\log_{10} a = \log_{10} Q - m \log_{10} p$$

avec Q = coefficient de recherche;
m = coefficient d'interférence mutuelle.

En remplaçant dans (1.1), on obtient :

$$a = \frac{Q}{p^m}$$

$$\log_e \frac{h_0}{h_1} = \frac{pQ}{p^m} = p^{1-m} Q$$

HASSELL *et al.* (1969) ont montré que plusieurs espèces de parasites possédant des valeurs différentes de *m* (coefficient d'interférence mutuelle) et Q (coefficient de recherche) peuvent parfaitement coexister dans le même milieu.

Ce paramètre (a) englobe, en réalité, deux notions biologiques : une vitesse de déplacement et un diamètre de perception. Dans le modèle que nous présentons, vitesse et diamètre sont considérés séparément et varient suivant les espèces, leur état physiologique et leur stade de développement. Pour l'instant, nous ne considérons pas de facteur *m*; il sera introduit dans la suite.

Tous les modèles proposés jusqu'ici suppose que le déplacement des animaux s'effectue au hasard. Dans le cas des Mammifères, cette hypothèse n'est pas exacte (SINIFF *et al.*, 1969) notamment par la présence d'un territoire préférentiel (CALHOUN *et al.*, 1958; STUMPF *et al.*, 1962); cette surface de territoire peut être quantifiée (CAGLE, 1953, 1956; FITCH, 1949; JENNRICH *et al.*, 1969; SKUTCH, 1950). Une circulation au hasard est cependant vraisemblable dans le cas des Invertébrés. Dans le modèle que nous proposons, le déplacement des organismes est supposé s'effectuer au hasard mais le vecteur exprimant le déplacement n'est pas linéaire mais assimilé à une surface équivalente à un cercle dont le rayon est défini pour chaque espèce. Dans le cas d'un prédateur, le rayon exprime la sensibilité de ses organes de perception; dans le cas d'une proie, le rayon exprime son influence sur l'environnement (odeur, bruit, etc.). Quand deux de ces surfaces sont jointives, il est évident que le déplacement du prédateur ne s'effectue plus au hasard : il se dirige immédiatement vers sa proie. Le modèle concilie donc les deux aspects de base du comportement : recherche avec une certaine vitesse et certaines possibilités de perception.

L'équation utilisée dans ce cas a été définie et discutée précédemment (TERCAFS, 1968). Elle exprime le nombre de rencontres entre les individus de *n* populations en fonction des paramètres définis ci-dessus.

Dans le cas des individus jeunes, elle est tempérée par un paramètre supplémentaire ε qui tient compte du fait que les jeunes prédateurs ne mangent pas toutes les proies qu'ils rencontrent : ils effectuent un choix (ce paramètre ε est équivalent au paramètre w_{ij} de O'NEILL (1969)).

— Caractéristiques de la reproduction

Les caractéristiques de la reproduction que nous avons retenues sont assez élémentaires mais la plupart des modèles mathématiques ne les envisagent même pas (voir cependant LEYTON, 1968; TALLIS *et al.*, 1969 et TAYLOR, 1968 mais où les naissances ne s'effectuent pas de façon déterministe).

Nous considérons que les animaux sont constitués de mâles et de femelles dans une proportion définie. Pendant une certaine période, la rencontre entre un mâle et une femelle de même espèce provoque un accouplement. La femelle, qui ne peut être fécondée qu'une seule fois, subit alors une période de gestation menant à la ponte des œufs. Ces œufs sont groupés en ponte qui peuvent être plus ou moins protégées. Le développement des œufs se poursuit et ils donnent naissance à des formes larvaires dont les caractéristiques biologiques vont varier en fonction du temps. Par rapport aux adultes, leur vitesse de déplacement, leur diamètre de perception ou d'influence, leur possibilité de dévorer des proies, etc, sont différentes.

Le modèle ainsi défini rencontre donc un très grand nombre de caractéristiques biologiques de base habituellement regroupées (LEGAY, 1968).

— Caractéristiques de la répartition

Des milieux proches ne possèdent pas nécessairement des conditions climatiques identiques. Suivant leurs préférendums, les animaux peuvent se répartir différemment dans diverses régions. Les variations climatiques vont entraîner des modifications dans la densité des populations d'un milieu. Ce fait est évidemment ignoré dans un modèle simple où l'on considère un climat stable. Dans le modèle que nous présentons, nous avons ajouté des paramètres climatiques et corrélativement des préférendums aux animaux. Dans un premier stade, nous allons considérer uniquement la température et l'humidité relative.

— Caractéristiques de la nutrition

Les chaînes trophiques, même les plus complexes, ne sont en fait constitués que d'une relation simple : un être vivant ou un groupe sert de proie à un autre groupe (MAC ARTHUR, 1955; REDDINGIUS, 1963). Cette relation est fondamentale et toutes les autres en découlent. Pour ne pas compliquer exagérément le modèle, nous avons ainsi choisi deux groupes de « carnivores » et 4 groupes « d'herbivores ». Les premiers se nourrissent au dépens de seconds. Leur capacité de destruction est

limitée à un certain nombre de proies par unité de temps. Les carnivores qui ne sont pas nourris sont dits « sous-alimentés » et des caractéristiques physiologiques différentes (= des paramètres de valeurs différentes) leur sont affectés. Les herbivores, par contre, possèdent des sources de nourriture en quantité nécessaire, en permanence. Ultérieurement, il suffira de compléter le modèle en définissant une norme de croissance et une répartition des végétaux. Les stades larvaires de chaque catégorie possèdent des caractéristiques différentes de celles des adultes.

Ces paramètres biologiques étant ainsi définis, nous allons établir, entre eux, un certain nombre de relations.

2. Relations entre les paramètres

a. Preferendum

— Thermopreferendum

D'une façon générale, le thermopreferendum d'un groupe animal, dans un état physiologique donné et à un moment donné, peut être représenté par une courbe.

Dans un cas idéal où, toute autre chose étant égale, une vaste gamme de température est présentée, les animaux vont se distribuer suivant leur température préférentielle. Cette distribution peut prendre différentes formes, mais avec trois caractéristiques fondamentales. Chaque preferendum est caractérisé par une température minimale (ANLOT) (1) et par une température maximale (ANLTT). En dehors de ces extrêmes, les conditions ne sont plus favorables à la vie de l'animal. En outre, on peut distinguer une valeur maximum où la plupart des individus du groupe se rassemblent. Ce maximum est donné par la valeur de ANVLMT.

Dans le modèle défini plus loin, le thermopreferendum sera représenté par une courbe sinusoïdale et l'intervalle séparant les températures préférentielles extrêmes sera divisé arbitrairement en 100 parties égales. Cette disposition n'est choisie qu'à titre d'exemple et peut être modifiée suivant les impératifs des travaux.

Dans le cas choisi ci-dessus, les coefficients de répartition R_{T^o} en fonction de la température seront donc de la forme :

$$R_{T^o} = \text{ANVLMT} \times \sin \alpha \qquad (1.1)$$
(avec α variant de O à π)

Dans les calculs définis par les programmes FORTRAN décrits plus loin, la formulation est plus complexe car il faut au préalable calculer 100 valeurs particulières de l'abscisse et y associer les 100 valeurs définies par l'équation (1.1).

(1) Les abréviations des paramètres sont identiques à celles utilisées dans les programmes FORTRAN et définis page 47.

— Hygroferendum

D'une façon analogue au thermopreferendum, on peut définir des coefficients de répartition en fonction de l'humidité relative.

La formulation est semblable à celle définie par l'équation (1.1) et est de la forme :

$$R_{RH} = ANVLMH \times \sin \alpha \quad (2.1)$$
$$(\text{avec } \alpha \text{ variant de } 0 \text{ à } \pi)$$

— Conflits entre preferendums. Les valeurs gammas

Les notions de preferendums définies ci-dessus et qui sont les définitions classiques, n'envisagent en aucune façon le cas de conflits entre preferendums. Quelle est l'origine possible de ces conflits ? Un exemple fera mieux comprendre. Soit un groupe animal AN possédant le thermopréférendum simplifié :

$$R_{T^o} = ANVLMT = AN \quad (3.1)$$
$$(\text{avec } T^o = T1)$$

Ce qui revient à dire que tous les animaux du groupe se localisent dans la zone possédant la température T1.

Supposons, d'autre part, que ces animaux AN possèdent un hygropréférendum de la forme :

$$R_{RH} = ANVLMH = AN \quad (3.2)$$
$$(\text{avec } RH = RH1)$$

Ce qui veut dire que tous les animaux AN se groupent, quand ils en ont le choix, dans la zone possédant une humidité relative RH1.

Plaçons maintenant ces animaux dans une enceinte expérimentale possédant deux zones communicantes possédant les caractéristiques physiques suivantes :

Zone 1 : température : T1
humidité relative : RH2
Zone 2 : température : T2
humidité relative : RH1
T2 et RH2 étant très différents de T1 et RH1.

Les animaux AN qui dans l'hypothèse de départ recherchent un milieu possédant les conditions physiques T1 et RH1 se voient donc obliger de choisir entre les deux milieux présentés. Ce choix, obligatoire puisqu'il y a conflit entre les preferendums, peut être quantifié si on introduit une notion nouvelle, celle d'importance relative accordée par l'animal à chacun de ses preferendums. Nous appelerons cette notion : *gamma* (γ).

Dans l'exemple précédent, si les animaux accordent une importance relative très élevée au thermopréférendum et négligent l'hygropréférendum, ils vont tous se retrouver dans la zone 1. Mais un cas aussi absolu ne se présente jamais; c'est pourquoi il faut distinguer deux valeurs de gammas :

— un gamma thermique (γ_{T^o}) exprimant l'importance relative accordée par les animaux à leur thermopréférendum;
— un gamma hygrométrique (γ_{RH}) exprimant l'importance relative accordée par les animaux à leur hygropréférendum.

Ces gammas peuvent s'exprimer en %. La répartition des animaux AN considérés plus haut est donc sous la dépendance de ces divers facteurs suivant l'équation (3.3) :

$$R_P = (\gamma_T \times R_{T^o}) + (\gamma_{RH} \times R_{RH}) \quad (3.3)$$

avec R_p = répartition totale.

Un exemple permettra de visualiser ces importantes notions :

Considérons un groupe animal AN, possédant les caractéristiques suivantes :

— thermopréférendum :

ANLOT = 5.
ANLTT = 20.
γ_T = 80.

— hygropréférendum :

ANLOT = 40.
ANLTH = 100.
γ_{RH} = 20.

$$R_{RH_{40\text{-}60}} = 25\ \%$$
$$R_{RH_{60\text{-}80}} = 50\ \%$$
$$R_{RH_{80\text{-}100}} = 25\ \%$$

Les animaux ont le choix entre deux zones expérimentales (ZE et ZP) de caractéristiques différentes :

ZET = 12	ZPT = 13
ZERH = 82	ZPRH = 85

Compte tenu de leurs caractéristiques, les animaux AN vont se répartir entre les deux zones. On a, suivant l'équation (3.1) et (3.2) :

Dans la zone ZE :

$$R_{T^o} = 50$$
$$R_{RH} = 25$$

Dans la zone ZP :

$$R_{T^o} = 50$$
$$R_{RH} = 25$$

La répartition générale est, suivant l'équation (3.3) :

Pour la zone $R_p = 90$
ZE
Pour la zone $R_p = 90$
ZP

Les deux coefficients de répartition étant identiques les animaux se distribuent à raison de 50 % dans chacune des deux zones.

Mais si les caractéristiques physiques des zones ZE et ZP varient, la répartition va être tout à fait différente. En effet, soient les conditions suivantes :

ZET = 8	ZPT = 14
ZERH = 75	ZPRH = 100

Les coefficients de répartition deviennent :

Pour la zone ZE : $R_p = 50$
Pour la zone ZP : $R_p = 90$.

Ramenés en % suivant l'équation (3.4), on obtient :

ZE $R_p = 35.7$
ZP $R_p = 64.3$

Des modifications dans les conditions physiques provoquent donc des remaniements dans la répartition des animaux.

Cette notion de gamma doit cependant être modifiée pour se rapprocher davantage de la réalité. En effet, l'importance relative qu'un animal accorde à un préférendum v a r i e avec les circonstances. Ce qui nous amène à considérer des g a m m a s v a r i a b l e s.

D'une façon générale, on peut considérer que l'animal va accorder une importance de plus en plus grande à un préférendum plus on s'écarte des conditions optimales.

Dans le modèle défini plus loin, nous avons considéré, de ce fait, que les gammas (γ_T et γ_{RH}) pouvaient se représenter par les équations suivantes :

$$\gamma_T = \text{ANRLMX} + (\text{ANRLMI} \times \cos \alpha) \text{ avec } \alpha \text{ variant de } \frac{\pi}{2} \text{ à } \frac{3\pi}{2} \quad (3.5)$$

γ_{RH} se divise en deux parties :

$$\gamma_{RH\,(1 \rightarrow \text{ANRHO})} = \text{ANRELM} \quad (3.6)$$

$$\gamma_{RH\,(\text{ANRHO}+1 \rightarrow 100)} = (\text{ANRELM} - \text{ANREMI})^{(1/\text{K-ANRHO})} + \text{ANREMI} \quad (3.6)$$

avec K variant de ANRHO + 1 à 100.

Les abréviations sont définies page 47.

A chaque température et à chaque humidité relative est donc associée une valeur particulière de gammas.

L'ensemble de ces notions de préférendums et de gammas va être utilisée dans le calcul de la répartition des animaux dans un milieu à *n* zones écologiquements différentes.

b. Répartition des animaux dans un système à *n* zones relativement différentes

— Généralités

Considérons un système écologique constitué de différentes zones jointives possédant des conditions écologiques (humidité, température) particulières : T1, RH1, T2, RH2, T3, RH3.

Des animaux AN sont répartis dans le milieu 1. Imaginons que leurs organes des sens leur permettent de percevoir des variations spatiales des conditions physiques. Si les animaux AN parcourant le territoire 1, ils vont rencontrer, à un certain moment, la zone de contact entre les milieux 1 et 2. Dans cette zone, les variations locales des conditions physiques donnent à l'animal la possibilité d'un choix : ou bien il préfère les conditions de la zone 1 ou bien il préfère les conditions de la zone 2. Dans ce deuxième cas, il entre dans la zone 2 et commence à la parcourir et, comme précédemment, peut entrer en contact avec la zone 3. Le même processus peut se répéter ainsi indéfiniment. Mais, comme on le voit, les animaux n'ont, à chaque fois, qu'à effectuer un choix qu'entre deux possibilités. Dans un modèle, il suffira donc de mettre au point la méthode permettant de calculer la répartition des animaux entre deux zones uniquement, et de répéter les calculs suivant le nombre de zones envisagées. Dans le modèle défini plus loin, nous n'envisagerons que deux zones, pour simplifier cette première approche.

— Méthodes

Rappelons d'abord que dans les préférendums décrits précédemment définissent une distribution idéale que l'on peut subdiviser en intervalles variables suivant le degré de perception des animaux. Le nombre d'intervalles doit être plus élevé si les animaux sont capables de distinguer les variations minimes dans les conditions physiques.

Dans la zone de température où le thermopréférendum existe, on définit donc un certain nombre de coefficient de répartition. Le nombre est fixé à 100 dans le modèle proposé. On a :

$$\sum_{\mathrm{ANLOT}}^{\mathrm{ANLTT}} \mathrm{RPANT} = 1 \qquad (4.1)$$

La somme des coefficients de répartition-température des animaux AN compris dans l'intervalle où le thermopréférendum existe (intervalle ANLOT-ANLTT) est égal à 1, par définition.

De même, dans le cas de l'hygropréférendum, on a :

$$\sum_{ANLOT}^{ANLTT} RPANH = 1 \tag{4.2}$$

Le milieu étudié est constitué de deux zones écologiquement différentes. Dans la zone 1, la température est de ZET °C et l'humidité relative est de ZERH %RH. Dans la zone 2, la température est de ZPT °C et l'humidité relative est de ZPRH % RH.

Plusieurs cas peuvent se présenter suivant les valeurs relatives des conditions physiques. Considérons d'abord le cas de la température.

1er cas : les 2 zones ont des conditions identiques.

ZET = ZPT

Dans ce cas extrêmement simple, les 2 zones n'en forment plus qu'une au point de vue température et on est ramené au cas simple précédemment défini (4.1).

2me cas : Les 2 zones ont des conditions physiques différentes (cas général)

ZET $\neq$ ZPT

Considérons d'abord la température moyenne résultante. On a :

TMOY = (ZET + ZPT)/2.

Le problème qui se pose est de savoir ce que font les animaux quand ils ont le choix entre des températures également distantes de la température optimale. Nous allons considérer que les animaux se distribuent de la façon suivante :

— une partie des animaux se rendent dans la zone 1 suivant :

$$RTE = \sum_{ANLOT}^{TMOY} RPANT$$

— l'autre partie se rend dans la zone 2 suivant :

$$RTP = \sum_{TMOY}^{ANLTT} RPANT$$

RTE et RTP expriment donc la répartition des animaux considérés dans les 2 zones, au moment étudié.

Un raisonnement analogue s'applique dans le cas de l'humidité relative. On a :

dans la zone 1 $$RHE = \sum_{ANLOH}^{HMOY} RPANH$$

dans la zone 2 $$RHP = \sum_{HMOY}^{ANLTH} RPANH$$

HMOY étant l'humidité relative moyenne.

Ces particularités fondamentales de la répartition étant définies, il nous faut maintenant faire intervenir les coefficients gammas définis précédemment. A un moment défini T1, deux gammas sont définis :

$$\gamma_{T_{(T1)}} = A$$

$$\gamma_{HR_{(T1)}} = B$$

Les valeurs A et B sont données par les caractéristiques respectives des 2 gammas. Mais ce qui importe dans le calcul ultérieur de la répartition, ce ne sont pas les valeurs des gammas en tant que telles mais leur importance relative. On calcule *des gammas globalisés* :

— gamma globalisé pour la température :

$$\gamma_{TG(T1)} = \gamma_{T(T1)} / (\gamma_{T(T1)} + \gamma_{RH(T1)})$$

— gamma globalisé pour l'humidité relative :

$$\gamma_{RHG(T1)} = \gamma_{RH(T1)} / (\gamma_{T(T1)} + \gamma_{RH(T1)})$$

Chacun des gammas ainsi calculé est associé au coefficient de répartition correspondant. On obtient :

Pour la zone 1 :

$$ZERP\ (T1) = (RHE \times \gamma_{TG(T1)}) + (RHE \times {}_{RHG(T1)})$$

Pour la zone 2 :

$$ZPRP(T1) = (RTP \times \gamma_{TG(T1)}) + (RHP \times \gamma_{RHG(T1)})$$

ZERP et ZPRP étant les coefficients de répartition dans chacune des 2 zones. Les valeurs finales sont alors calculées proportionnellement :

$$ZERP(T1) = ZERP(T1) / RP$$
$$ZPRP(T1) = ZPRP(T1) / RP$$

avec RP = ZERP(T1) + ZPRP(T1).

Si des animaux AN ont le choix entre 2 zones écologiquement différentes (1 et 2), leur répartition, au temps T1, sera :

— dans la zone 1 : AN (1) = AN × ZERP(T1)
— dans la zone 2 : AN (2) = AN × ZPRP(T1).

C. Activité

La première partie exposant les relations entre les paramètres a défini les facteurs régissant la distribution des animaux dans des milieux écologiquement différents et ce, en considérant les caractéristiques les plus importantes de leur comportement vis-à-vis de ces facteurs.

Il nous faut maintenant étudier les autres aspects du comportement intervenant dans l'activité des animaux. Comme signalé précédemment (page 17), nous allons définir dans notre modèle 2 grandes catégories d'animaux : les carnivores et les herbivores. Il est bien évident qu'il ne peut y avoir interactions entre ces deux groupes d'animaux que lorsqu'ils sont en contact. Ce nombre de rencontres peut être quantifié.

L'équation que nous avons utilisée a été définie dans un travail antérieur (TERCAFS, 1968) :

$$\theta_{12} = n \cdot \frac{m}{U} \cdot (d1 + d2) \cdot \frac{1}{2\pi} \int_{0}^{2\pi} \sqrt{V^2_1 + V^2_2 - 2V_1V_2 \cos\alpha}\, d\alpha$$

où :

θ_{12} = nombre de rencontres entre les populations 1 et 2;
n = nombre d'individus dans la population 1;
m = nombre d'individus dans la population 2;
U = surface du milieu;
d1 = diamètre de perception ou d'influence d'un individu 1;
d2 = diamètre de perception ou d'influence d'un individu 2;
V1 = vitesse moyenne des individus 1;
V2 = vitesse moyenne des individus 2.

Dans le modèle mathématique proposé, il y 4 catégories de carnivores et 4 catégories d'herbivores. Nous nous proposons d'étudier l'évolution de ces différentes populations en fonction du temps. Ce temps sera défini par un indice (K).

Les caractéristiques des populations étudiées sont définies de la façon suivante (tableau 4.1).

TABLEAU 4.1.

Caractéristiques des populations étudiées. Symboles utilisés

Catégorie	Etat	Nombre	Diamètre	Vitesse
carnivore	nourri	AN	DA	VA
carnivore	nourri	BN	DB	VB
carnivore	sous-alimenté	AS	DA	VAS
carnivore	sous-alimenté	BS	DB	VBS
herbivore	nourri	C	DC	VC
herbivore	nourri	E	DE	VE
herbivore	nourri	F	DF	VF
herbivore	nourri	G	DG	VG

Le nombre de carnivores nourris pendant l'unité de temps est défini par le nombre de rencontres entre ce groupe de carnivore et les groupes d'herbivores vivant dans le même milieu. Si l'on considère la population AN, par exemple, on aura :

$$\theta_{ANC} = AN(K) \cdot \frac{C(K)}{U} \cdot (DA + DC) \cdot \frac{1}{2\pi} \int_{o}^{2\pi} \sqrt{VA^2 + VC^2 - 2VA\ VC \cos\alpha\, d\alpha}$$

$$\theta_{ANE} = AN(K) \cdot \frac{E(K)}{U} \cdot (DA + DE) \cdot \frac{1}{2\pi} \int_{o}^{2\pi} \sqrt{VA^2 + VE^2 - 2VA\ VE \cos\alpha\, d\alpha}$$

$$\theta_{ANF} = AN(K) \cdot \frac{F(K)}{U} \cdot (DA + DF) \cdot \frac{1}{2\pi} \int_{o}^{2\pi} \sqrt{VA^2 + VF^2 - 2VA\ VF \cos\alpha\, d\alpha}$$

$$\theta_{ANG} = AN(K) \cdot \frac{G(K)}{U} \cdot (DA + DG) \cdot \frac{1}{2\pi} \int_{o}^{2\pi} \sqrt{VA^2 + VG^2 - 2VA\ VG \cos\alpha\, d\alpha}$$

avec :

$$AN(K + 1) = \theta_{ANC} + \theta_{ANE} + \theta_{ANF} + \theta_{ANG} \qquad (5.1)$$

AN(K) défini ici le nombre de carnivores nourris pendant l'intervalle de temps considéré. Mais le nombre de carnivores sous-alimentés (= qui n'ont pas mangé une proie pendant cette période) est donné par :

$$AS(K) = AN(K-1) - AN(K) + AS(K-1) \quad (5.2)$$

De la même façon, on peut calculer le nombre d'herbivores restant dans le milieu après l'attaque des carnivores. On a :

$$C(K) = C(K-1) - \theta_{ANC(K-1)} - \theta_{ASC(K-1)} - \theta_{BNC(K-1)} - \theta_{BSC(K-1)} \quad (5.3)$$

θ_{ASC}, θ_{BSC}, θ_{BNC} étant le nombre de rencontre entre les animaux AS, BS et BN avec les herbivores C.

On déduit des équations analogues pour les autres catégories d'herbivores.

Les équations définies ci-dessus ne sont valables que si le nombre de rencontres d'un carnivore avec les différentes catégories d'herbivores ne dépasse pas le nombre de carnivores présents dans le milieu. En d'autres termes, les équations ne sont applicables que lorsque les carnivores ne mangent qu'une proie par unité de temps. Envisageons maintenant le cas général.

Si l'on considère l'équation 5.1, on voit que si $AN(K) > AN(K-1)$ cela veut dire que le nombre de rencontre des carnivores AN avec les herbivores C, E, F et G a été plus grand que le nombre de carnivores présents. Les carnivores ont donc mangé plus d'une proie par unité de temps. On a :

$$PRMGAN(K) = AN(K)/AN(K-1)$$

avec PRMGAN(K) = nombre de proies mangées par unité de temps par les animaux AN.

Tous les animaux AN étant nourris pendant cet intervalle de temps, il vient immédiatement :

$$AN(K) = AN(K-1)$$

Les carnivores ne peuvent manger un nombre indéfini de proies par unité de temps; il existe une valeur maximum (PRGXAN) où leur appétit est saturé, c'est-à-dire au moment où $PRMGAN(K) \geqslant PRGXAN$.

Les équations précédentes sont complétées de la façon suivante, où l'on définit des nouvelles valeurs θ' pour θ.

$$SOMAN(K) = \theta_{ANC(K)} + \theta_{ANE(K)} + \theta_{ANF(K)} + \theta_{ANG(K)}$$

$$\theta'_{ANC(K)} = (SOMAN(K)/\theta_{ANC(K)}) \,.\, PRGXAN$$

$$\theta'_{ANE(K)} = (SOMAN(K)/\theta_{ANE(K)}) \,.\, PRGXAN$$

$$\theta'_{ANF(K)} = (SOMAN(K)/\theta_{ANF(K)}) \,.\, PRGXAN$$

$$\theta'_{ANG(K)} = (SOMAN(K)/\theta_{ANG(K)}) \,.\, PRGXAN$$

θ' définissant le nombre réel de proies mangées et non plus le nombre de recontres.

Accessoirement, les valeurs de chaque catégorie animale peuvent être modifiée par un facteur supplémentaire englobant des paramètres pas encore détaillés. Dans le modèle présenté, chaque catégorie est affectée d'un coefficient de mortalité exprimant les pertes subies pour des raisons autres que la prédation (maladie, vieillesse, etc.).

d. Reproduction

1. — Accouplement

A un moment défini I débute la période d'accouplement. A ce moment, chaque population est considérée comme étant constituée de 2 sous-populations, les mâles et les femelles, la proportion de l'une et de l'autre pouvant être définie par un certain coefficient N.

Pour chaque catégorie, on a donc :

ANM (I) = AN(I) . NA

ANF (I) = AN(I) . (1 — NA)

ANM (I) = nombre de mâles de la catégorie AN au temps I.

ANF (I) = nombre de femelles de la catégorie AN au temps I.

Le nombre d'accouplements est défini, à chaque unité de temps, par le nombre de rencontres entre les mâles et les femelles. On a :

$$\mathrm{ACCAN(I)} = \theta_{\mathrm{ANM\ ANF}} = \mathrm{ANM(I)} \cdot \frac{\mathrm{ANF(I)}}{\mathrm{U}} \cdot \mathrm{DA} \cdot \frac{\mathrm{VA}}{\pi} \int_0^{2\pi} \sqrt{2(1 - \cos\alpha)}\, d\alpha$$

Ce qui donne également le nombre de femelles fécondées = ACCAN(1).

Les femelles n'étant fécondables qu'une fois, il faut décompter les femelles déjà fécondées à chaque unité de temps :

$$\mathrm{ANF\ (I + 1) = ANF(1) - ACCAN(1)}$$

Les accouplements ont lieu pendant une certaine période (de I à 1, par exemple). A la fin de cette période, le nombre total de femelles fécondées (ACCANT) est donc de :

$$\mathrm{ACCANT} = \sum_{\mathrm{I}}^{\mathrm{I1}} \mathrm{ACCAN(I)}$$

On en déduit le nombre de femelles fécondées (ANFF) par rapport à la population totale :

$$ANFF = ACCANT/ANF \quad (I1)$$

— Ponte

Après une certaine gestation, les femelles fécondées vont pondre des œufs. Le nombre moyen d'œufs pondus est caractéristique de l'espèce et de son état physiologique. Dans le modèle décrit, nous avons à nouveau subdivisé chaque population en 2 sous-populations de caractéristiques distinctes, la proportion de l'une et de l'autre étant donnée par un facteur particulier (TRA). On obtient les 2 groupes suivants :

$$AN \begin{cases} ZAN \text{ caractérisé par } OAN \\ ZTRAN \text{ caractérisé par } OTRAN \end{cases}$$

avec $ZTRAN = AN \, . \, TRA$

$ZAN = AN \, . \, (1 - TRA)$

OAN et OTRAN caractérisant le nombre d'œufs pondus par une femelle de chaque catégorie.

Les œufs sont pondus par groupe constituant une ponte, de diamètre DZA. Le nombre d'œufs dans chaque ponte est caractéristique du groupe et est donné par la valeur d'un paramètre (POAN).

Les œufs appartenant à la catégorie ZTRAN sont affectés d'un coefficient supplémentaire (PP) exprimant, que d'une façon ou d'une autre, ces œufs sont partiellement protégés de l'attaque des prédateurs. Ils peuvent être enterrés, camouflés, etc.

Toutes les catégoéries d'œufs peuvent être détruites par les carnivores, pendant toute la durée de leur développement. L'expression de cette action est donnée par l'équation suivante :

$$ZTRAN(K) = ZTRAN(K-1) - ((\frac{ZTRAN(K-1)}{U} \\ . (((AN(K) + AS(K)) \, . \, (DA + DZA) \, . \, VA) \\ + ((BN(K) + BS(K)) \, . \, (DB + DZB) \, . \, VB))) \, . \, PP \, . \, BE)$$

BE représente le nombre d'œufs qu'il faut pour constituer une proie normale pour nourrir un carnivore.

Dans le décompte des carnivores nourris, il faut tenir compte de cet apport de nourriture supplémentaire. La nouvelle valeur AN' est donnée par l'équation :

$$AN'(K) = AN(K) + ((\theta_{AN\ ZAN}/POAN) . (\theta_{AN\ ZAS}/POAS) + (\theta_{AN\ ZBN} /POBN) + (\theta_{AN\ ZBS}/POBS) + (\theta_{AN\ ZC}/POC) + (\theta_{AN\ ZE}/POE) + (\theta_{ANZF}/POF) + (\theta_{ANZG}/POG) + ((\theta_{ANZTRAN}/POAN) + (\theta_{AN\ ZTRAS}/POAS) + {}_{AN\ ZTRBN}/POBN) + (\theta_{AN\ ZTRBS}/POBS) + (\theta_{AN\ ZTRC}/POC + (\theta_{AN\ ZTRE}/POE) + (\theta_{AN\ ZTRF}/POF) + (\theta_{AN\ ZTRG}/POG)) . PP)/BE$$

— Stades larvaires

Dans le modèle proposé, l'évolution des stades larvaires est considérée comme étant progressive et le terme « jeunes » s'applique à tous ces stades.

A un moment défini (par exemple, K3), les œufs éclosent. En première approximation, on va supposer que tous les œufs éclosent en même temps.

Considérons les jeunes carnivores du groupe AN :

$$JAN(K3) = ZTRAN(K3) + ZTRAS(K3) + ZAN(K3) + ZAS(K3)$$

Pendant la durée de leur développement (jusqu'au temps K4, par exemple), les jeunes sont des proies pour les adultes.

On désigne par GGAMJA(K), un coefficient variable indiquant combien il faut de jeunes pour constituer une proie de dimension normale.

D'autres variables interviennent également :

— le diamètre de perception ou d'influence $DJA < DA$;

— le coefficient de correction prédateur-proie EEPSJA (les jeunes ne peuvent manger toutes les proies qu'ils rencontrent, vu les tailles souvent trop importantes des proies);

— la vitesse de déplacement $VJA < VA$.

A partir du moment K4, les jeunes sont adultes. A ce moment, on ne les considère plus comme proies et les valeurs de DJA, VJA et EEPSJA sont identiques à celles des adultes. Ce passage du stade jeune au stade adulte est progressif : DJA, VJA, EEPSJA et GGAMJA varient, en fonction du temps, de façon, en première approximation, linéaire.

La durée du phénomène est K4 − K3. On a les équations suivantes :

$$DJA(K) = DA + \frac{(DA - DJA(K3))}{(K4 - K3)} . K$$

$$\mathrm{GGAMJA(K)} = \frac{(\mathrm{GGAMJA(K3)} - 1)\,(\mathrm{K4} - \mathrm{K3} - \mathrm{K})}{\mathrm{K4} - \mathrm{K3}} + 1$$

$$\mathrm{EEPSJA(K)} = \mathrm{EEPSJA(K3)} + \frac{(\mathrm{EEPSJA(K)} - \mathrm{EEPSJA(K3)})}{\mathrm{K4} - \mathrm{K3}} . \mathrm{K}$$

L'équation donnant la valeur de VJA en fonction du temps est de même forme que celle de DJA.

Comme précédemment défini pour les animaux adultes, les jeunes ont le choix entre 2 milieux distincts, de caractéristiques écologiques différentes. Leur distribution dans l'un ou l'autre milieu est également sous la dépendance de leur préférendums. Un système d'équations analogue à celui défini dans le cas des adultes peut donc être utilisé, avec des préférendums identiques ou différents.

De même, le nombre d'individus vivant dans le milieu est sous la dépendance des mêmes facteurs, et notamment, de la prédation. Les équations utilisées dans ces calculs sont du même type que celles utilisées pour les adultes avec quelques additions supplémentaires. En effet, les jeunes carnivores sont des proies pour les adultes et leurs caractéristiques varient en fonction de leur développement.

A un certain moment (K4, par exemple), les jeunes sont adultes et sont incorporés aux populations adultes existantes.

Le cycle précédemment défini peut alors recommencer.

II. PROGRAMMATION DES EQUATIONS

1. Méthodes

La programmation des équations a été effectuée en langage machine FORTRAN IV. La simulation du modèle écologique est constituée de 35 sous-programmes, détaillés plus loin. Cette subdivision est avantageuse lors de la compilation et lors de la mise au point. En outre, elle permet d'apporter des modifications ou des améliorations aux sous-programmes sans altérer l'ensemble. Les relations entre les paramètres ne sont, en effet, pas considérées comme définitives et seront modifiées suivant les besoins.

Les données, les résultats intermédiaires et définitifs sont conservés à travers tout le programme dans des zones de mémoires communes (« COMMON »). Les valeurs de chaque population dans la période étudiée est, de plus, conservée sur bande pour utilisation ultérieure. C'est cette bande qui est employée pour la représentation graphique des résultats en utilisant la table traçante BENSON stimulée par les sous-programmes appropriés.

2. Description des programmes utilisés.

Nº Phase	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexa-décimal)	Travaux exécutés
1	PP1	710	1. Délimite les noms et les vecteurs communs ainsi que les variables communes. 2. Coordonne les n travaux de la phase PH1 en appelant les sous-routines (SUBR.) : — EFFAC — COSSIN (1 seul appel) — MOU (autant d'appels que de population considérées) 3. Appelle la phase PH2.
1	EFFA1	3F5	1. Remet les valeurs de toutes les mémoires à zéro.
1	COSSIN1	3F4	1. Calcule 100 valeurs particulières d'un sinus variant de 0 à π par pas de $\pi/100$ et les range dans SINN. 2. Calcule 100 valeurs particulières d'un cosinus variant de $-\pi/2$ à $\pi/2$ par pas de $\pi/100$ et les range dans COSS. 3. Imprime des messages signalant que ces travaux sont exécutés.
1	MOU1	5AO	1. Effectue la lecture des données concernant les préférendums des animaux étudiés. 2. Appelle successivement des sous-routines : — CALCL — GAMT — GAMH
1	CALCL1	480	1. Imprime des messages signalant que les préférendums vont être calculés. 2. Appelle la sous-routine PREF 2 fois.

N° Phase	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexa-décimal)	Travaux exécutés
1	PREF1	478	1. Calcule les coefficients de répartition en fct de la température pour une espèce donnée en appellant RRPA. 2. Calcule 100 valeurs particulières du coefficient de répartition-température et les imprime par pas de 10. 3. Calcule 100 valeurs particulières du coefficient de répartition-humidité et les imprime par pas de 10.
1	GAMT1	3AO	1. Calcule les valeurs des gammas pour la température en appelant la subroutine TTREL. 2. Calcule 100 valeurs particulières et les imprime par pas de 10.
1	TTREL1	328	1. Imprime un message indiquant le passage dans ce sous-programme. 2. Calcule le pas des abscisses. 3. Calcule 100 valeurs d'abscisse. 4. Calcule 100 valeurs de gammas-température.
1	GAMH1	360	1. Calcule 100 valeurs de gammas pour l'humidité en appelant la sous-routine RRHEL. 2. Calcule 100 valeurs particulières et les imprime par pas de 10.
1	RRHEL1	36C	1. Imprime un message indiquant le passage dans ce sous-programme. 2. Calcule 100 valeurs du gamma-humidité.
1	RRPA1	390	1. Imprime un message indiquant le passage dans ce sous-programme. 2. Calcule le pas des abscisses. 3. Calcule 100 valeurs particulières des abscisses.

Phase N°	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexa-décimal)	Travaux exécutés
			4. Calcule la valeur absolue des coefficients de répartition. 5. Calcule les coefficients en pourcentage.
2	PP2	1CCO	1. Effectue la lecture des données suivantes : — indices temps — coefficients divers (surface, population, etc.) — valeurs des populations intiales — paramètres biologiques 2. Imprime les valeurs des données. 3. Calcule la variation de vitesse en fct d'un coefficient de sous-alimentation. 4. Calcule les coefficients de mortalité et les imprime. 5. Calcule 10.000 valeurs intervenant dans une intégrale de la sous-routine TETA. 6. Imprime 10 valeurs de S intervenant dans TETA. 7. Imprime les données. 8. Appelle la sous-routine TEMP. Les activités 9, 10, 11 suivantes sont appelées autant de fois que demandées par la valeur de K5. 9. Appelle la sous-routine DISTRIB. 10. Appelle la sous-routine VARIAT avec les arguments intervenant dans la zone extérieure. 11. Appelle la sous-routine VARIAT avec les arguments intervenant dans la zone profonde. 12. Appelle la phase PH3.
2	TEMP1	2DC	1. Calcule 30 valeurs particulières de la température et de l'humidité dans chacune des 2 zones.

N° Phase	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexa-décimal)	Travaux exécutés
			2. Imprime ces 120 valeurs. NB : ce programme est à modifier lorsque l'on veut modifier les valeurs des conditions physiques.
2	DSTRIB1	A8C	1. Appelle la sous-routine DISTR autant de fois qu'il y a de populations expérimentales.
2	DISTR1	7B8	1. Vérifie si les conditions physiques utilisées ne sont pas léthales. Si oui, un message est envoyé et le programme est arrêté. 2. Appelle la sous-routine RPARTI avec les arguments faisant intervenir la température. 3. Appelle la sous-routine RPARTI avec les arguments faisant intervenir l'humidité. 4. Appelle la sous-routine GLOBAL. 5. Effectue les calculs donnant les valeurs de distribution de la population considérée, dans les 2 zones. 6. Imprime les valeurs trouvées en 5).
2	RPARTI1	AA8	1. Calcule les coefficients de répartition RTE et RTP en fonction des conditions physiques données. 2. Imprime les valeurs de ces coefficients.
2	GLOBAL1	968	1. Imprime la valeur des paramètres physiques au moment considéré. 2. Vérifie si la valeur trouvée n'est pas léthale. Si oui, le travail est arrêté. 3. Calcule la valeur des 2 gammas dans ces conditions pour chacune des 2 zones. 4. Calcule les valeurs globalisées de ces 4 gammas et les imprime.

Nº Phase	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexadécimal)	Travaux exécutés
2	VARIAT1	C70	1. Appelle la sous-routine VARIA2 autant de fois qu'il y a de populations de carnivores. 2. Calcule la valeur des différentes populations considérées.
2	VARIA21	7FC	1. Calcule les variations de populations en fct du nombre de rencontres, en utilisant la fonction TETA. 2. Vérifie si les carnivores mangent plus d'une proie par unité de temps. Si oui, voir 3). 3. Calcule le nombre de proies mangées par unité de temps. 4. Calcule en appelant la sous-routine RESULT. 5. Vérifie si le nb de proies mangées ne dépasse pas une certaine valeur maximum PRGX. Si oui, voir 6. 6. Appelle la sous-routine SATURA. 7. Vérifie si la valeur de la population étudiée n'est pas nulle ou négative.
2	TETA1	300	1. Calcule la valeur du nb de rencontre entre 2 populations en considérant divers facteurs biologiques : vitesse, diamètre de perception, densité.
2	RESULT1	2FC	1. Imprime les valeurs de PRMGAN au moment considéré.
2	SATUR1	554	1. Imprime un message indiquant que l'appétit des carnivores est saturé. 2. Effectue les corrections nécessaires. 3. Imprime la valeur de PRGXAN.
3	PP3	232C	1. Calcule les valeurs des vitesses minimales des jeunes. 2. Calcule les valeurs des diamètres minima des jeunes.

N° Phase	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexa-décimal)	Travaux exécutés
			3. En utilisant la sous-routine fonction CFF, calcule les coefficients : — nb. de jeunes pour constituer une proie — variation de vitesse des jeunes — coefficient de correction prédateur proie pour les jeunes carnivores — variation du diamètre des jeunes Ces calculs sont effectués pendant la période juvénile fixée. 4. Imprime les valeurs des populations pendant toute la période expérimentale. 5. Appelle la sous-routine ACCOUP 2 fois en utilisant les arguments de chaque zone. 6. Appelle la sous-routine OEUFS comme en 5. 7. Imprime les nouvelles valeurs de populations. 8. Imprime les valeurs des populations d'œufs chez toutes les espèces considérées, pour chacune des 2 zones. 9. Calculent le nb total de jeunes qui éclosent. 10. Imprime ces valeurs pour chacune des 2 zones.
3	CFF1	220	1. Imprime les valeurs d'un coefficient s'appliquant aux jeunes.
3	ACCOU1	1EB8	1. Vérifie la longueur des vecteurs utilisés. En cas de dépassement de capacité, le programme est arrêté et un message est envoyé. 2. Imprime un message signalant le passage dans ce sous-programme. 3. Calcule le nb de mâles et de femelles dans chacune des populations.

N° Phase	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexadécimal)	Travaux exécutés
			3. Calcule le nb de mâles et de femelles dans chacune des populations. 4. Imprime ces valeurs. 5. Calcule le nb d'accouplements pendant la période considérée en utilisant le sous-programme TETA. 6. Calcule le nb de femelles fécondées. 7. Imprime le nb d'accouplements pour chaque population. 8. Calcule la proportion de femelles fécondées. 9. Calcule le nb d'œufs pondus.
3	OEUF1	3D74	1. Imprime un message indiquant que ce sous-programme est utilisé. 2. Vérifie la longueur des vecteurs utilisés. En cas de dépassement de capacité, le programme est arrêté et un message est envoyé. 3. Calcule le nb d'œufs en fct du temps en considérant le nb d'attaques de prédateurs. Utilise le sous-programme TETA, vérifie si le nb d'œufs ne devient pas négatif. 4. Imprime les valeurs des indices temps. 5. Calcule le nb de carnivores nourris par l'absorption d'œufs. 6. Imprime les résultats partiels.
4	PP4	D98	1. Calcule la distribution des jeunes dans les 2 zones en appelant la sous-routine DSTRIJ. 2. Calcule les variations du nb de jeunes en fct du temps en appelant 2 fois JARIAT affecté des arguments de chacune des 2 zones.

N° Phase	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexa-décimal)	Travaux exécutés
			3. Calcule le nb total de jeunes. N.B. : 1, 2, 3 sont calculés autant de fois que le nécessite les valeurs de l'indice temps K4, K5. 4. Imprime les valeurs de données à titre de vérification. 5. Appelle PH5.
4	DSTRIJ1	A8C	1. Travaille de façon analogue à DISTR en appelant les mêmes sous-programmes : DISTR RPARTI GLOBAL
4	JARIA1	2FDC	1. Vérifie la longueur des vecteurs utilisés et imprime un message en cas de dépassement de capacité avec arrêt éventuel du travail. 2. Calcule les variations de chaque population de jeunes en utilisant le sous-programme TETA. En cas d'apparition de valeurs nulles ou négatives, le calcul est arrêté et le contrôle est renvoyé au programme principal PP3. 3. La valeur des populations des jeunes au temps K5 sont ajoutées aux population d'adultes.
5	PP5	1CCO	1. Exécute les mêmes calculs que PP2 mais dans l'intervalle de temps K5. Il, en utilisant les mêmes sous-routines, à l'exclusion de TEMP : — DISTRB — DISTR — RPARTI — GLOBAL — VARIAT

N° Phase	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexa-décimal)	Travaux exécutés
			— VARIA2 — TETA — RESULT — SATURA 2. Appelle PH6.
6	PP6	334	1. Remet la bande réservée sur l'unité n° 2 au départ. 2. Appelle 2 fois la sous-routine BANDE pour chacune des 2 zones, avec les arguments correspondants. 3. Appelle PH7.
6	BANDE1	16DO	1. Imprime un message indiquant que ce sous-programme est utilisé. 2. Remet certaines valeurs de populations à 0 pour simplifier le traçage. 3. Ecrit les valeurs des populations sur la bande réservée n° 2. 4. Calcule la valeur maximum de n'importe quelle population expérimentale en utilisant AMAX1. 5. Imprime cette valeur sur la bande réservée n° 2 et l'imprime.
6	AMAX1		Sous-routine de biliothèque.
7	PP7	318	1. Remet la bande réservée n° 2 au départ. 2. Calcule la valeur maximum de l'ordonnée des 2 graphiques AMAX. 3. Appelle la sous-routine BENSON pour chacune des 2 zones. 4. Termine le travail par CALL EXIT.
7	BENSON	1A64	1. Calcule certaines valeurs pour le calcul des coordonnées.

N° Phase	Nom Subr.	Nb bytes (syst. hexa-décimal)	Travaux exécutés
			2. Lit les valeurs des populations étudiées à partir de la bande se trouvant sur l'unité n° 2. 3. Calcule les valeurs des abscisses du graphique. 4. Appelle la sous-routine NUTRAC avec le n° du tracé. 5. Appelle les sous-routines de bibliothèque AXES, BENINT et PRINT. 6. Appelle TRACE. 7. Imprime un message indiquant que le travail BENSON est terminé.
7	TRACE11	324	1. Calcule les 2 coefficients intervenant dans les coordonnées. 2 Appelle successivement les sous-routines : – COURBE – BENINT – PRINT.

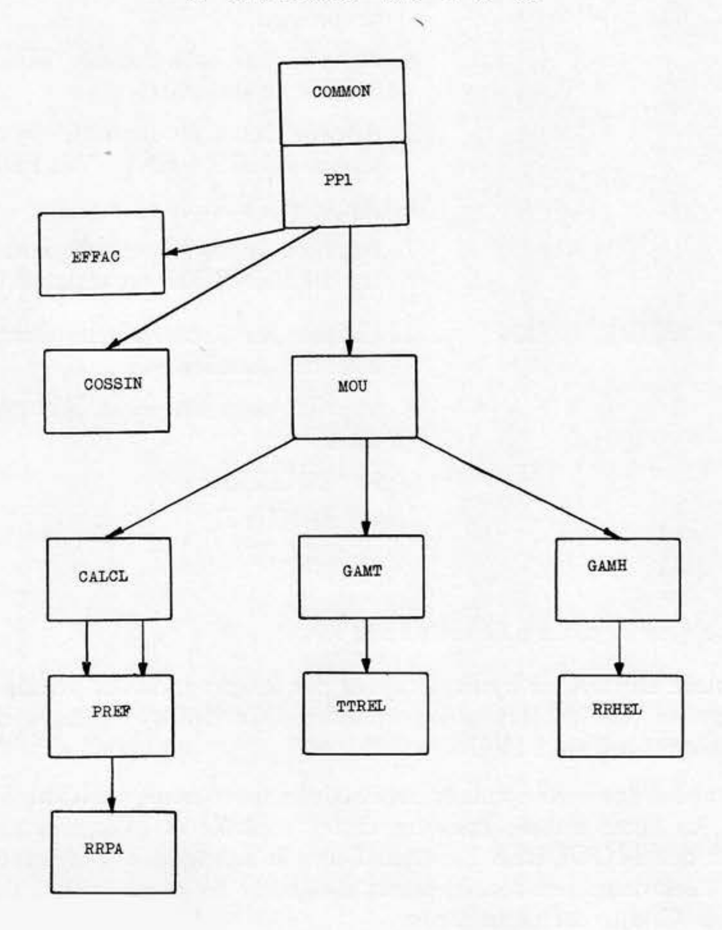
Remarques complémentaires

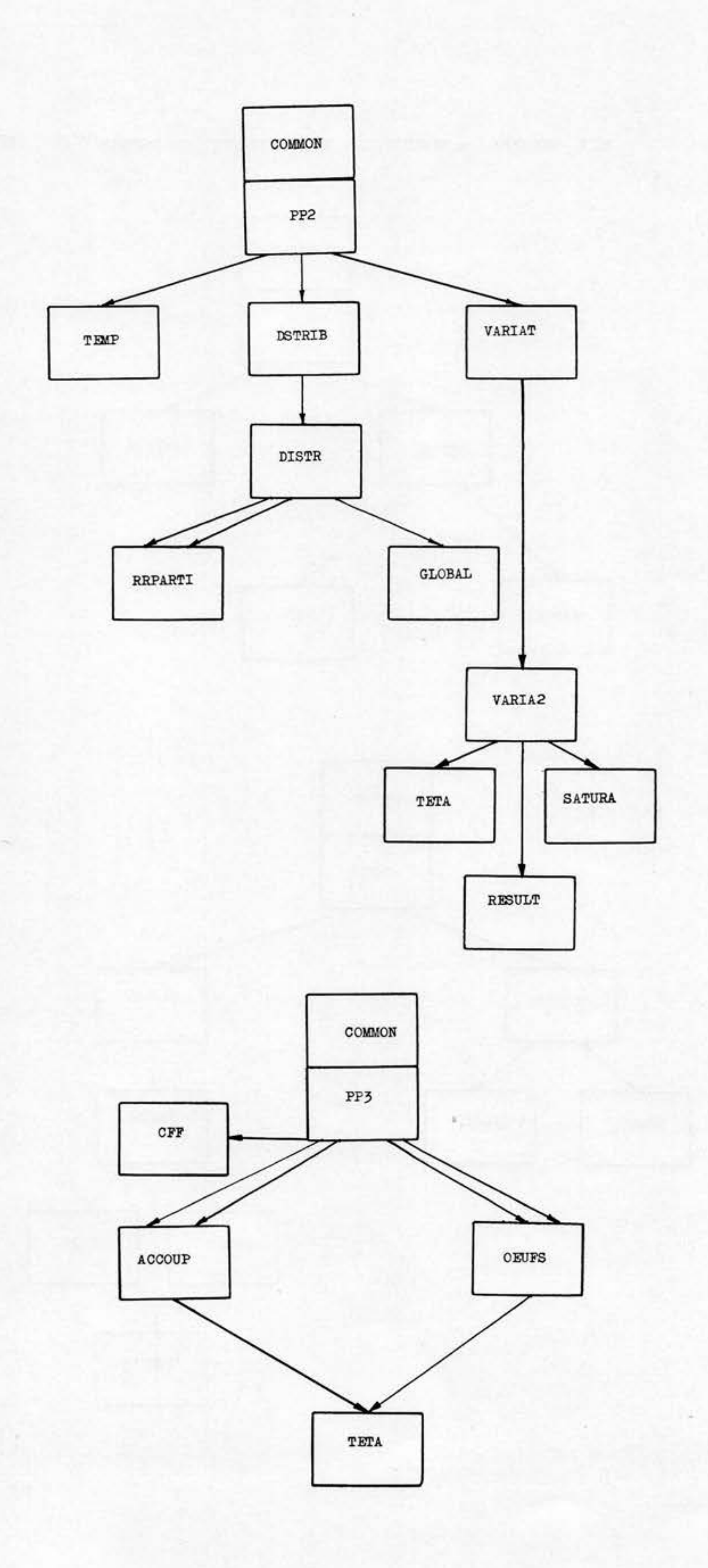
1. La place en nbX de bytes occupées par les programmes principaux ne comprend pas la place utilisée par les COMMON (valeurs communes) et qui est de F1FC.
2. Les noms des sous-routines repris dans la colonne « NOM SUB. » sont les noms utilisés dans les cartes contrôle et désignent donc les noms des MODULES binaires. Dans la rubrique « Travaux exécutés », les noms des sous-routines désignent les noms utilisés dans les appels CALL correspondants.

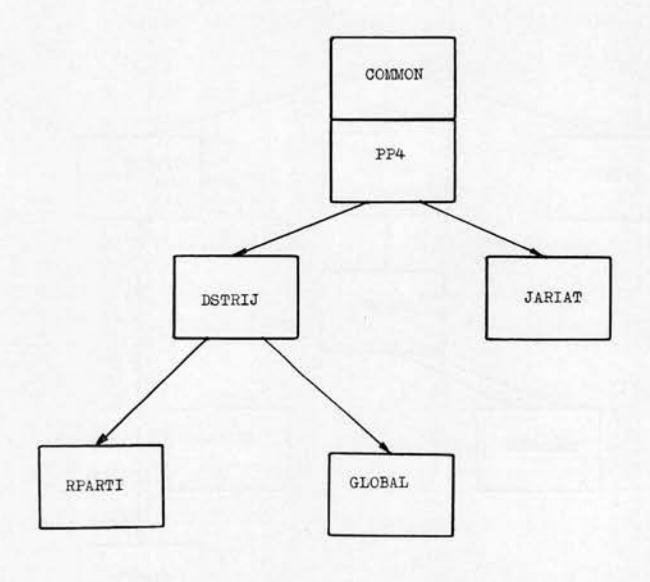
3. Assemblage des programmes

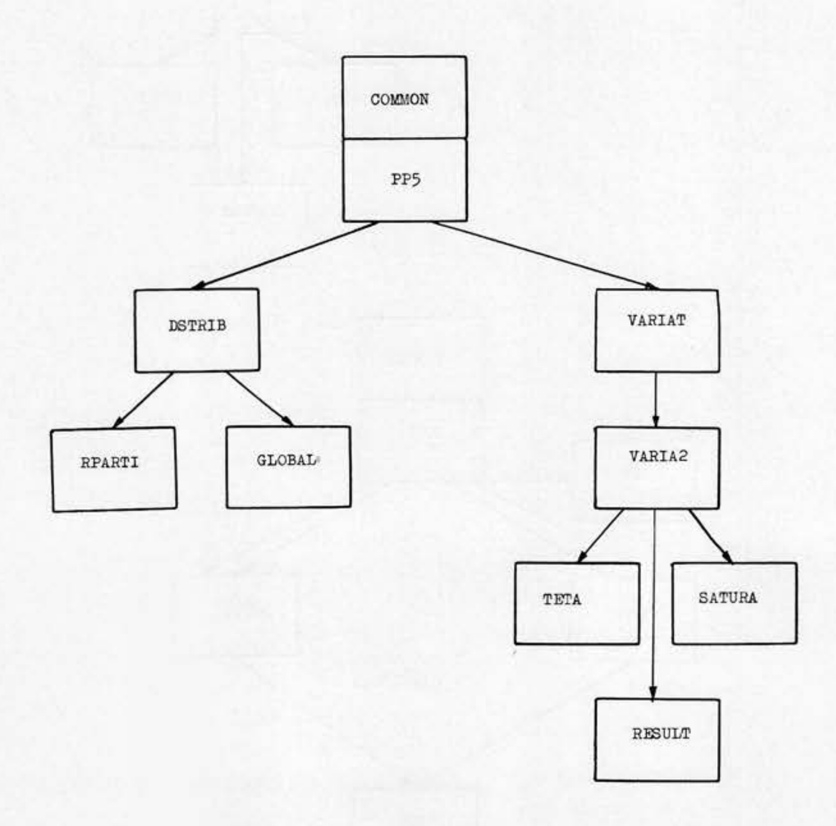
Les programmes peuvent être assemblés de façon différente suivant le système d'édition disponible. Nous avons ainsi successivement utilisé la procédure PS 44 sur IBM 360/44 (séparation en phases) et la procédure OS sur IBM 360/65 (additions successives avec programme principal appelant; « root phase overlay »).

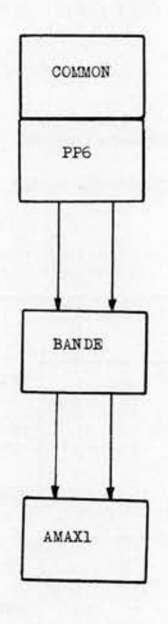
a. Edition en PS 44

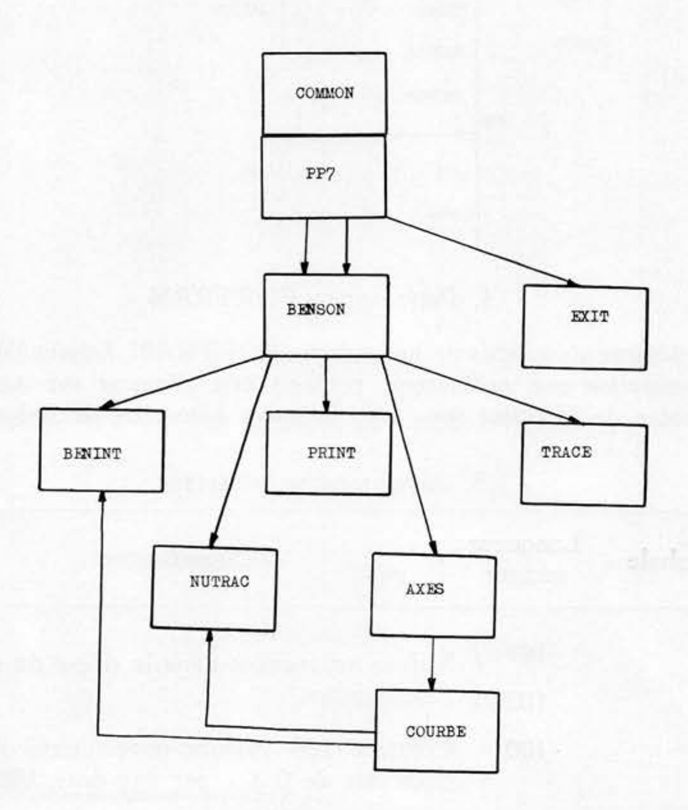



COMMON
PP2
TEMP
DSTRIB
VARIAT
DISTR
RRPARTI
GLOBAL
VARIA2
TETA
SATURA
RESULT
COMMON
PP3
CFF
ACCOUP
OEUFS
TETA

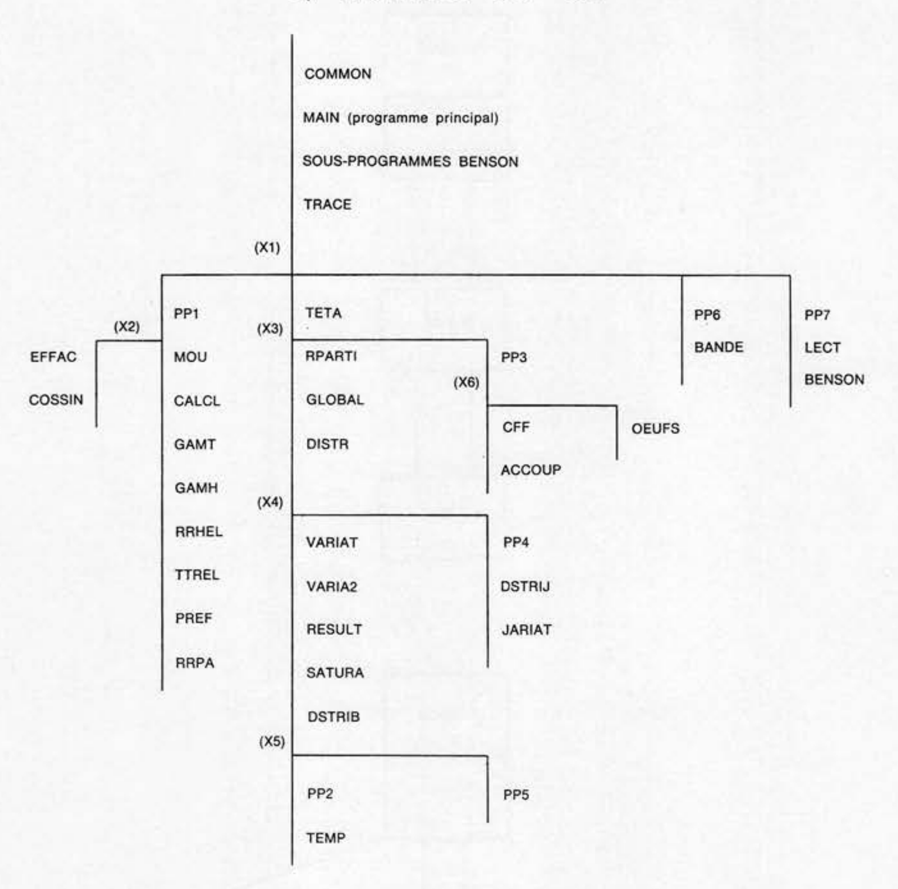

COMMON
PP4
DSTRIJ
JARIAT
RPARTI
GLOBAL


COMMON
PP5
DSTRIB
VARIAT
RPARTI
GLOBAL
VARIA2
TETA
SATURA
RESULT


COMMON
PP6
BANDE
AMAX1


COMMON
PP7
BENSON
EXIT
BENINT
PRINT
TRACE
NUTRAC
AXES
COURBE

b) Edition en OS



4. Programme FORTRAN

Les documents relatifs au programme FORTRAN, faisant l'objet d'une programmation sur ordinateur, peuvent être obtenus sur demande au Patrimoine de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

5. Abréviations utilisées

Symbole	Longueur vecteur	Signification
S	101	Valeur intervenant dans le calcul du nombre de rencontres.
A	102	
SINN	100	Contient 100 valeurs particulières d'un sinus variant de 0 à π par pas de $\pi/100$.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
COSS	100	Concient 100 valeurs particulières d'un cosinus variant de 0 à π par pas de $\pi/100$.
ZERP	30	Coefficient de répartition de la zone extérieure.
ZPRP	30	Coefficient de répartition de la zone profonde.
ANVLO	1	Valeur minimum où le gamma thermique des animaux AN existe.
ANVLT	1	Valeur maximum où le gamma thermique des animaux AN existe.
BNVLO	1	Valeur minimum où le gamma thermique des animaux BN existe.
BNVLT	1	Valeur maximum où le gamma thermique des animaux BN existe.
ASVLO	1	Valeur minimum où le gamma thermique des animaux AS existe.
ASVLT	1	Valeur maximum où le gamma thermique des animaux AS existe.
BSVLO	1	Valeur minimum où le gamma thermique des animaux BS existe.
BSVLT	1	Valeur maximum où le gamma thermique des animaux BS existe.
CCVLO	1	Valeur minimum où le gamma thermique des animaux C existe.
CCVLT	1	Valeur maximum où le gamma thermique des animaux C existe.
EEVLO	1	Valeur minimum où le gamma thermique des animaux E existe.
EEVLT	1	Valeur maximum où le gamma thermique des animaux E existe.
FFVLO	1	Valeur minimum où le gamma thermique des animaux F existe.
FFVLT	1	Valeur maximum où le gamma thermique des animaux F existe.
GGVLO	1	Valeur minimum où le gamma thermique des animaux G existe.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
GGVLT	1	Valeur maximum où le gamma thermique des animaux G existe.
ANLOT	1	Valeur minimum où le thermopréférendum des animaux AN existe.
ANLTT	1	Valeur maximum où le thermopréférendum des animaux AN existe.
ANVLMT	1	Valeur maximum de l'intensité du thermopréférendum des animaux AN.
ANLOH	1	Valeur minimum où l'hygropréférendum des animaux AN existe.
ANLTH	1	Valeur maximum où l'hygropréférendum des animaux AN existe.
ANVLMH	1	Valeur de l'intensité maximum de l'hygropréférendum des animaux AN.
ANRLMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma thermique des animaux AN.
ANRLMX	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux AN.
ANRHO	1	Valeur du point d'inflexion du gamma hygrométrique des animaux AN.
ANRELM	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma hygrométrique des animaux AN.
ANREMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma hygrométrique des animaux AN.
ASLOT	1	Valeur minimum où le thermopréférendum des animaux AS existe.
ASLTT	1	Valeur maximum où le thermopréférendum des animaux AS existe.
ASVLMT	1	Valeur de l'intensité maximum du thermopréférendum des animaux AS.
ASLOH	1	Valeur minimum où l'hygropréférendum des animaux AS existe.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
ASLTH	1	Valeur maximum où l'hygropréférendum des animaux AS existe.
ASVLMH	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux AS.
ASRLMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma thermique des animaux AS.
ASRLMX	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux AS.
ASRHO	1	Valeur du point d'inflexion du gamma hygrométrique des animaux AS.
ASRELM	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma hygrométrique des animaux AS.
ASREMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma hygrométrique des animaux AS.
BNLOT	1	Valeur minimum où le thermopréférendum des animaux BN existe.
BNLTT	1	Valeur maximum où le thermopréférendum des animaux BN existe.
BNVLMT	1	Valeur maximum de l'intensité du thermopréférendum des animaux BN.
BNLOH	1	Valeur minimum où l'hygropréférendum des animaux BN existe.
BNLTH	1	Valeur maximum où l'hygropréférendum des animaux BN existe.
BNVLMH	1	Valeur de l'intensité maximum de l'hygropréférendum des animaux BN.
BNRLMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma thermique pour les animaux BN.
BNRLMX	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux BN.
BNRHO	1	Valeur du point d'inflexion du gamma hygrométrique des animaux BN.
BNRELM	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma hygrométrique des animaux BN.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
BNREMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma hygrométrique des animaux BN.
BSLOT	1	Valeur minimum où le thermopréférendum des animaux BS existe.
BSLTT	1	Valeur maximum où le thermopréférendum des animaux BS existe.
BSVLMT	1	Valeur maximum du thermopréférendum des animaux BS.
BSLOH	1	Valeur minimum où l'hygropréférendum des animaux BS existe.
BSLTH	1	Valeur maximum où l'hygropréférendum des animaux BS existe.
BSVLMH	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux BS.
BSRLMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma thermique des animaux BS.
BSRLMX	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux BS.
BSRHO	1	Valeur du point d'inflexion du gamma hygrométrique des animaux BS.
BSRELM	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma hygrométrique des animaux BS.
BSREMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma hygrométrique des animaux BS.
CCLOT	1	Valeur minimum où le thermopréférendum des animaux C existe.
CCLTT	1	Valeur maximum où le thermopréférendum des animaux C existe.
CCVLMT	1	Valeur maximum de l'intensité du thermopréférendum des animaux C.
CCLOH	1	Valeur minimum où l'hygropréférendum des animaux C existe.
CCLTH	1	Valeur maximum où l'hygropréférendum des animaux C existe.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
CCVLMH	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux C.
CCRLMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma thermique des animaux C.
CCRLMX	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux C.
CCRHO	1	Valeur du point d'inflexion du gamma hygrométrique des animaux C.
CCRELM	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma hygrométrique des animaux C.
CCREMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma hygrométrique des animaux C.
EELOT	1	Valeur minimum où le thermopréférendum des animaux E existe.
EELTT	1	Valeur maximum où le thermopréférendum des animaux E existe.
EEVLMT	1	Valeur maximum de l'intensité du thermopréférendum des animaux E.
EELOH	1	Valeur minimum où l'hygropréférendum des animaux E existe.
EELTH	1	Valeur maximum où l'hygropréférendum des animaux E existe.
EEVLMH	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux E.
EERLMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma thermique des animaux E.
EERLMX	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux E.
EERHO	1	Valeur du point d'inflexion du gamma hygrométrique des animaux E.
EERELM	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma hygrométrique des animaux E.
EEREMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma hygrométrique des animaux E.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
FFLOT	1	Valeur minimum où le thermopréférendum des animaux F existe.
FFLTT	1	Valeur maximum où le thermopréférendum des animaux F existe.
FFVLMT	1	Valeur maximum de l'intensité du thermopréférendum des animaux F.
FFLOH	1	Valeur minimum où l'hygropréférendum des animaux E existe.
FFLTH	1	Valeur maximum où l'hygropréférendum des animaux E existe.
FFVLMH	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux F.
FFRLMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma thermique des animaux F.
FFRLMX	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux F.
FFRHO	1	Valeur du point d'inflexion du gamma hygrométrique des animaux F.
FFRELM	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma hygrométrique des animaux F.
FFREMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma hygrométrique des animaux F.
GGLOT	1	Valeur minimum où le thermopréférendum des animaux G existe.
GGLTT	1	Valeur maximum où le thermopréférendum des animaux G existe.
GGVLMT	1	Valeur maximum de l'intensité du thermopréférendum des animaux G.
GGLOH	1	Valeur minimum où l'hygropréférendum des animaux G existe.
GGLTH	1	Valeur maximum où l'hygropréférendum des animaux G existe.
GGVLMH	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux G.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
GGRLMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma thermique des animaux G.
GGRLMX	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma thermique des animaux G.
GGRHO	1	Valeur du point d'inflexion du gamma hygrométrique des animaux G.
GGRELM	1	Valeur de l'intensité maximum du gamma hygrométrique des animaux G.
GGREMI	1	Valeur de l'intensité minimum du gamma hygrométrique des animaux G.
SALA	1	Coefficient de sous-alimentation affectant la vitesse des animaux AN.
SALB	1	Coefficient de sous-alimentation affectant la vitesse des animaux BN.
DA	1	Diamètre de perception ou d'influence des animaux du groupe A.
DB	1	Diamètre de perception ou d'influence des animaux du groupe B.
DC	1	Diamètre de perception ou d'influence des animaux C.
DE	1	Diamètre de perception ou d'influence des animaux E.
DF	1	Diamètre de perception ou d'influence des animaux du groupe F.
DG	1	Diamètre de perception ou d'influence des animaux du groupe G.
VA	1	Vitesse de déplacement des animaux du groupe A.
VB	1	Vitesse de déplacement des animaux du groupe B.
VC	1	Vitesse de déplacement des animaux C.
VE	1	Vitesse de déplacement des animaux E.
VF	1	Vitesse de déplacement des animaux F.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
VG	1	Vitesse de déplacement des animaux G.
NA	1	« Sex-ratio » chez les animaux du groupe A.
NB	1	« Sex-ratio » chez les animaux du groupe B.
NC	1	« Sex-ratio » des animaux du groupe C.
NE	1	« Sex-ratio » chez les animaux du groupe E.
NF	1	« Sex-ratio » chez les animaux du groupe F.
NG	1	« Sex-ratio » chez les animaux du groupe G.
TRA	1	Proportion d'espèces creusant des terriers chez les animaux du groupe A.
TRB	1	Proportion d'espèces creusant des terriers chez les animaux du groupe B.
TRC	1	Proportion d'espèces creusant des terriers chez les animaux du groupe C.
TRE	1	Proportion d'espèces creusant des terriers chez les animaux E.
TRF	1	Proportion d'espèces creusant des terriers chez les animaux F.
TRG	1	Proportion d'espèces creusant des terriers chez les animaux G.
OTRAN	1	Nombres d'œufs pondus par les espèces à terrier chez les animaux AN.
OTRAS	1	Nombre d'œufs pondus par les espèces à terrier chez les animaux AS.
OTRBN	1	Nombre d'œufs pondus par les espèces à terrier chez les animaux BN.
OTRBS	1	Nombre d'œufs pondus par les espèces à terrier chez les animaux BS.
OTRC	1	Nombre d'œufs pondus par les espèces à terrier chez les animaux C.
OTRE	1	Nombre d'œufs pondus par les espèces à terrier chez les animaux E.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
OTRF	1	Nombre d'œufs pondus par les espèces à terrier chez les animaux F.
OTRG	1	Nombre d'œufs pondus par les espèces à terrier chez les animaux G.
OAN	1	Nombres d'œufs pondus par les animaux AN.
OAS	1	Nombre d'œufs pondus par les animaux AS.
OBS	1	Nombre d'œufs pondus par les animaux BS.
OBN	1	Nombre d'œufs pondus par les animaux BN.
OC	1	Nombre d'œufs pondus par les animaux C.
OE	1	Nombre d'œufs pondus par les animaux E.
OF	1	Nombre d'œufs pondus par les animaux F.
OG	1	Nombre d'œufs pondus par les animaux G.
DZA	1	Diamètre des couvées des animaux du groupe A.
DZB	1	Diamètre des couvées des animaux du groupe B.
DZC	1	Diamètre des couvées des animaux C.
DZE	1	Diamètre des couvées des animaux E.
DZF	1	Diamètre des couvées des animaux F.
DZG	1	Diamètre des couvées des animaux G.
POAN	1	Nombre d'œufs dans une ponte d'animaux AN.
POAS	1	Nombre d'œufs dans une ponte d'animaux AS.
POBS	1	Nombre d'œufs dans une ponte d'animaux BS.
POBN	1	Nombre d'œufs dans une ponte d'animaux BN.
POC	1	Nombre d'œufs dans une ponte d'animaux C.
POE	1	Nombre d'œufs dans une ponte d'animaux E.
POF	1	Nombre d'œufs dans une ponte d'animaux F.
POG	1	Nombre d'œufs dans une ponte d'animaux G.
BE	1	Nombre d'œufs qu'il faut pour constituer une proie de dimension normale.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
PP	1	Coefficient de protection dû au terrier.
GAMJA	1	Nombre de jeunes de l'espèce A nécessaire pour constituer une proie normale.
GAMJB	1	Nombre de jeunes du groupe B nécessaire pour constituer une proie normale.
GAMJC	1	Nombre de jeunes du groupe C nécessaire pour constituer une proie normale.
GAMJE	1	Nombre de jeunes du groupe E nécessaire pour constituer une proie normale.
GAMJF	1	Nombre de jeunes du groupe F nécessaire pour constituer une proie normale.
GAMJC	1	Nombre de jeunes du groupe G nécessaire pour constituer une proie normale.
JJ	1	Coefficient affectant la vitesse des jeunes.
EPSJA	1	Coefficient de protection prédateur-proie pour les jeunes du groupe A.
EPSJB	1	Coefficient de protection prédateur-proie pour les jeunes du groupe B.
I1	1	Valeur maximum de l'indice temps.
K1	1	Début de la période d'accouplement.
K2	1	Fin de la période d'accouplement, début de la gestation.
K3	1	Fin de la gestation, ponte des œufs.
K4	1	Moment de l'éclosion, apparition des jeunes.
K5	1	Fin de la période juvénile.
Y	1	Coefficient de mortalité.
X	1	Coefficient de densité de peuplement.
U1	1	Surface de la zone étudiée.
PRGXAN	1	Nombre de proies maximum mangeable par un carnivore AN pendant une unité de temps.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
PRGXAS	1	Nombre de proies maximum mangeable par un carnivore AS pendant une unité de temps.
PRGXBN	1	Nombre de proies maximum mangeable par un carnivore BN pendant une unité de temps.
PRGXBS	1	Nombre de proies maximum mangeable par un carnivore BS pendant une unité de temps.
EZTRAN	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe AN dans la zone extérieure.
EZTRBN	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe BN dans la zone extérieure.
EZTRAS	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe AS dans la zone extérieure.
EZTRBS	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe BS dans la zone extérieure.
EZTRC	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe C dans la zone extérieure.
EZTRE	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe E dans la zone extérieure.
EZTRF	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe F dans la zone extérieure.
EZTRG	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe G dans la zone extérieure.
PZTRAN	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe AN dans la zone profonde.
PZTRAS	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe AS dans la zone profonde.
PZTRBN	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe BN dans la zone profonde.
PZTRBS	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe BS dans la zone profonde.
PZTRC	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe C dans la zone profonde.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
PZTRE	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe E dans la zone profonde.
PZTRF	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe F dans la zone profonde.
PZTRG	30	Nombre d'œufs des espèces à terrier du groupe G dans la zone profonde.
EZAN	30	Nombre d'œufs des animaux AN dans la zone extérieure.
EZAS	30	Nombre d'œufs des animaux AS dans la zone extérieure.
EZBN	30	Nombre d'œufs des animaux BN dans la zone extérieure.
EZBS	30	Nombre d'œufs des animaux BS dans la zone extérieure.
EZC	30	Nombre d'œufs des animaux C dans la zone extérieure.
EZE	30	Nombre d'œufs des animaux E dans la zone extérieure.
EZF	30	Nombre d'œufs des animaux F dans la zone extérieure.
EZG	30	Nombre d'œufs des animaux G dans la zone extérieure.
PZAN	30	Nombre d'œufs des animaux AN dans la zone profonde.
PZAS	30	Nombre d'œufs des animaux AS dans la zone profonde.
PZBN	30	Nombre d'œufs des animaux BN dans la zone profonde.
PZBS	30	Nombre d'œufs des animaux BS dans la zone profonde.
PZC	30	Nombre d'œufs des animaux C dans la zone profonde.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
PZE	30	Nombre d'œufs des animaux E dans la zone profonde.
PZF	30	Nombre d'œufs des animaux F dans la zone profonde.
PZG	30	Nombre d'œufs des animaux G dans la zone profonde.
ZEAN	30	Nombre d'animaux AN dans la zone extérieure.
ZEAS	30	Nombre d'animaux AS dans la zone extérieure.
ZEBS	30	Nombre d'animaux BS dans la zone extérieure.
ZEBN	30	Nombre d'animaux BN dans la zone extérieure.
ZEC	30	Nombre d'animaux C dans la zone extérieure.
ZEF	30	Nombre d'animaux F dans la zone extérieure.
ZEG	30	Nombre d'animaux G dans la zone extérieure.
ZPAN	30	Nombre d'animaux AN dans la zone profonde.
ZPAS	30	Nombre d'animaux AS dans la zone profonde.
ZPBN	30	Nombre d'animaux BN dans la zone profonde.
ZPBS	30	Nombre d'animaux BS dans la zone profonde.
ZPC	30	Nombre d'animaux C dans la zone profonde.
ZPE	30	Nombre d'animaux E dans la zone profonde.
ZPF	30	Nombre d'animaux F dans la zone profonde.
ZPG	30	Nombre d'animaux G dans la zone profonde.
ZEANC	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et C dans la zone extérieure.
ZEANE	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et E dans la zone extérieure.
ZEANF	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et F dans la zone extérieure.
ZEANG	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et G dans la zone extérieure.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
ZPANG	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et C dans la zone profonde.
ZPANE	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et E dans la zone profonde.
ZPANF	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et F dans la zone profonde.
ZPANG	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et G dans la zone profonde.
ZEASC	30	Nombre de rencontres entre les animaux AS et C dans la zone extérieure.
ZEASE	30	Nombre de rencontres entre les animaux AS et E dans la zone extérieure.
ZEASF	30	Nombre de rencontres entre les animaux AS et F dans la zone extérieure.
ZEASG	30	Nombre de rencontres entre les animaux AS et G dans la zone extérieure.
ZPASC	30	Nombre de rencontres entre les animaux AS et C dans la zone profonde.
ZPASE	30	Nombre de rencontres entre les animaux AS et E dans la zone profonde.
ZPASF	30	Nombre de rencontres entre les animaux AS et F dans la zone profonde.
ZPASG	30	Nombre de rencontres entre les animaux AS et G dans la zone profonde.
ZPBNC	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et C dans la zone profonde.
ZPBNE	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et E dans la zone profonde.
ZPBNF	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et F dans la zone profonde.
ZPBNG	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et G dans la zone profonde.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
ZEBNC	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et C dans la zone extérieure.
ZEBNE	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et E dans la zone extérieure.
ZEBNF	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et F dans la zone extérieure.
ZEBNG	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et G dans la zone extérieure.
ZEBSC	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et C dans la zone extérieure.
ZEBSE	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et E dans la zone extérieure.
ZEBSF	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et F dans la zone extérieure.
ZEBSG	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et G dans la zone extérieue.
ZPBSC	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et C dans la zone profonde.
ZPBSE	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et E dans la zone profonde
ZPBSF	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et F dans la zone profonde.
ZPBSG	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et G dans la zone profonde.
ZEJAN	30	Nombre de jeunes du groupe AN dans la zone extérieure.
ZEJAS	30	Nombre de jeunes du groupe AS dans la zone extérieure.
ZEJBN	30	Nombre de jeunes du groupe BN dans la zone extérieure.
ZEJBS	30	Nombre de jeunes du groupe BS dans la zone extérieure.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
ZEJJC	30	Nombre de jeunes du groupe C dans la zone extérieure.
ZEJJE	30	Nombre de jeunes du groupe E dans la zone extérieure.
ZEJJF	30	Nombre de jeunes du groupe F dans la zone extérieure.
ZEJJG	30	Nombre de jeunes du groupe G dans la zone extérieure.
ZPJAN	30	Nombre de jeunes du groupe AN dans la zone profonde.
ZPJAS	30	Nombre de jeunes du groupe AS dans la zone profonde.
ZPJBN	30	Nombre de jeunes du groupe BN dans la zone profonde.
ZPJBS	30	Nombre de jeunes du groupe BS dans la zone profonde.
ZPJJC	30	Nombre de jeunes du groupe C dans la zone profonde.
ZPJJE	30	Nombre de jeunes du groupe E dans la zone profonde.
ZPJJF	30	Nombre de jeunes du groupe F dans la zone profonde.
ZPJJG	30	Nombre de jeunes du groupe G dans la zone profonde.
ZET	30	Température dans la zone extérieure.
ZPT	30	Température dans la zone profonde.
ZERH	30	Humidité relative dans la zone extérieure.
ZPRH	30	Humidité relative dans la zone profonde.
ANC	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et C.
ANE	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et E.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
ANF	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et F.
ANG	30	Nombre de rencontres entre les animaux AN et G.
BNC	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et C.
BNE	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et E.
BNF	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et F.
BNG	30	Nombre de rencontres entre les animaux BN et G.
BSC	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et C.
BSE	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et E.
BSF	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et F.
BSG	30	Nombre de rencontres entre les animaux BS et G.
PRMGAN	30	Nombre de proies mangées par les animaux AN, en une unité de temps.
PRMGBN	30	Nombre de proies mangées par les animaux BN, en une unité de temps.
PRMGBS	30	Nombre de proies mangées par les animaux BS, en une unité de temps.
PRMGAS	30	Nombre de proies mangées par les animaux AS, en une unité de temps.
AN	30	Nombre total d'animaux AN.
AS	30	Nombre total d'animaux AS.
BN	30	Nombre total d'animaux BN.
BS	30	Nombre total d'animaux BS.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
C	30	Nombre total d'animaux C.
E	30	Nombre total d'animaux E.
F	30	Nombre total d'animaux F
G	30	Nombre total d'animaux G.
T	30	Indice temps, utilisé dans les graphiques uniquement.
TAS	30	Variable intermédiaire intervenant dans VARIAT.
TBS	30	Variable intermédiaire intervenant dans VARIAT.
GGAMJA	30	Nombre de jeunes du groupe A nécessaire pour obtenir une proie normale.
GGAMJB	30	Nombre de jeunes du groupe B nécessaire pour constituer une proie normale.
GGAMJC	30	Nombre de jeunes du groupe C nécessaire pour constituer une proie normale.
GGAMJE	30	Nombre de jeunes du groupe E nécessaire pour constituer une proie normale.
GGAMJF	30	Nombre de jeunes du groupe F nécessaire pour constituer une proie normale.
GGAMJG	30	Nombre de jeunes du groupe G nécessaire pour constituer une proie normale.
VVJA	30	Vitesse de déplacement des jeunes du groupe A.
VVJB	30	Vitesse de déplcaement des jeunes du groupe B.
VVJC	30	Vitesse de déplacement des jeunes du groupe C.
VVJE	30	Vitesse de déplacement des jeunes du groupe E.
VVJF	30	Vitesse de déplacement des jeunes du groupe F.
VVJG	30	Vitesse de déplacement des jeunes du groupe G.
EEPSJA	30	Coefficient de correction prédateur-proie pour les jeunes du groupe A.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
EEPSJB	30	Coefficient de correction prédateur-proie pour les animaux du groupe B.
EEPSJC	30	Variable non utilisée dans le présent programme.
DDJA	30	Diamètre de perception ou d'influence des jeunes du groupe A.
DDJB	30	Diamètre de perception ou d'influence des jeunes du groupe B.
DDJC	30	Diamètre de perception ou d'influence des jeunes du groupe C.
DDJE	30	Diamètre de perception ou d'influence des jeunes du groupe E.
DDJF	30	Diamètre de perception ou d'influence des jeunes du groupe F.
DDJG	30	Diamètre de perception ou d'influence des jeunes du groupe G.
JAN	30	Nombre total de jeunes du groupe AN.
JAS	30	Nombre total de jeunes du groupe AS.
JBS	30	Nombre total de jeunes du groupe BS.
JBN	30	Nombre total de jeunes du groupe BN.
JJC	30	Nombre total de jeunes du groupe C.
JJE	30	Nombre total de jeunes du groupe E.
JJF	30	Nombre total de jeunes du groupe F.
JJG	30	Nombre total de jeunes du groupe G.
EGMBNH	100	Gamma hygrométrique dans la zone extérieure pour le groupe BN.
EGMBNT	100	Gamma thermique dans la zone extérieure pour le groupe BN.
ABBNT	100	Abscisses du thermopréférendum pour le groupe BN.
RPBNT	100	Coefficient de répartition-température pour le groupe BN.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
RPBNH	100	Coefficient de répartition-humidité pour le groupe BN.
ABSBNT	100	Abscisses du gamma thermique pour le groupe BN.
ABSBNH	100	Abscisses du gamma hygrométrique pour le groupe BN.
EGBNTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe BN.
EGBNHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe BN.
PGBNTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone profonde pour le groupe BN.
PGBNHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone profonde pour le groupe BN.
EGMANH	100	Gamma hygrométrique dans la zone extérieure pour le groupe AN.
EGMANT	100	Gamma thermique dans la zone extérieure pour le groupe AN.
ABANT	100	Abscisses du thermopréférendum pour le groupe AN.
RPANT	100	Coefficient de répartition-température pour le groupe AN.
RPANH	100	Coefficient de répartition-humidité pour le groupe AN.
ABSANT	100	Abscisses du gamma thermique pour le groupe AN.
ABSANH	100	Abscisses du gamma hygrométrique pour le groupe AN.
EGANTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe AN.
EGANHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe AN.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
PGANTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone profonde du groupe AN.
PGANHG	100	Gamma hygrométrique globalisé pour le groupe AN dans la zone profonde.
EGMASH	100	Gamma hygrométrique dans la zone extérieure pour le groupe AS.
EGMAST	100	Gamma thermique dans la zone extérieure pour le groupe AS.
ABAST	100	Abscisses du thermopréférendum pour le groupe AS.
RPAST	100	Coefficient de répartition-température pour le groupe AS.
RPASH	100	Coefficient de répartition-humidité pour le groupe AS.
ABSAST	100	Abscisses du gamma thermique pour le groupe AS.
RPAST	100	Coefficient de répartition-température pour le groupe AS.
RPASH	100	Coefficient de répartition-humidité pour le groupe AS.
ABSAST	100	Abscisses du gamma thermique pour le groupe AS.
ABSASH	100	Abscisses du gamma hygrométrique pour le groupe AS.
EGASTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe AS.
EGASHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe AS.
PGASTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone profonde pour le groupe AS.
PGASHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone profonde pour le groupe AS.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
EGMBSH	100	Gamma hygrométrique pour la zone extérieure pour le groupe BS.
EGMBST	100	Gamma thermique globalisé pour la zone extérieure pour le groupe BS.
ABBST	100	Abscisses du thermopréférendum pour le groupe BS.
RPBST	100	Coefficient de répartition-température pour le groupe BS.
RPBSH	100	Coefficient de répartition-humidité pour le groupe BS.
ABSBST	100	Abscisses du gamma thermique pour le groupe BS.
ABSBSH	100	Abscisses du gamma hygrométrique pour le groupe BS.
EGBSTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe BS.
EGBSHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe BS.
PGBSTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe BS.
PGBSHG	100	Gamma hygrométrique globalisé pour la zone profonde pour le groupe BS.
EGMCCH	100	Gamma hygrométrique dans la zone extérieure pour le groupe C.
EGMEEH	100	Gamma hygrométrique dans la zone extérieure pour le groupe E.
EGMFFH	100	Gamma hygrométrique dans la zone extérieure pour le groupe F.
EGMGGH	100	Gamma hygrométrique dans la zone extérieure pour le groupe G.
EGMCCT	100	Gamma thermique dans la zone extérieure pour le groupe C.
EGMEET	100	Gamma thermique dans la zone extérieure pour la zone C.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
EGMFFT	100	Gamma thermique dans la zone extérieure pour la zone E.
EGMGGT	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe G.
ABCCT	100	Abscisses du thermopréférendum du groupe C.
ABEET	100	Abscisses du thermopréférendum du groupe E.
ABFFT	100	Abscisses du thermopréférendum du groupe F.
ABGGT	100	Abscisses du thermopréférendum du groupe G.
RPCCT	100	Coefficient de répartition-température pour le pour le groupe C.
RPEET	100	Coefficient de répartition-température pour le groupe E.
RPFFT	100	Coefficient de répartition-température pour le groupe F.
RPGGT	100	Coefficient de répartition-température pour le pour le groupe G.
RPCCH	100	Coefficient de répartition-humidité pour le groupe C.
RPEEH	100	Coefficient de répartition-humidité pour le groupe E.
RPFFH	100	Coefficient de répartition-humidité pour le groupe F.
RPGGH	100	Coefficient de répartition-humidité pour le groupe G.
ABSCCT	100	Abscisses du gamma thermique pour le groupe C.
ABSEET	100	Abscisses du gamma thermique pour le groupe E.
ABSFFT	100	Abscisses du gamma thermique pour le groupe F.
ABSGGT	100	Abscisses du gamma thermique pour le groupe G.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
ABSCCH	100	Abscisses du gamma hygrométrique pour le groupe C.
ABSEEH	100	Abscisses du gamma hygrométrique pour le groupe E.
ABSFFH	100	Abscisses du gamma hygrométrique pour le groupe F.
ABSGGH	100	Abscisses du gamma hygrométrique pour le groupe G.
EGCCTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe C.
EGEETG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe E.
EGFFTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe F.
EGGGTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone extérieure pour le groupe G.
EGCCHG	100	Gamma hygrométrique globalisée dans la zone extérieure pour le groupe C.
EGEEHG	100	Gamma hygrométrique globalisée dans la zone extérieure pour le groupe E.
EGFFHG	100	Gamma hygrométrique globalisée dans la zone extérieure pour le groupe F.
EGGGHG	100	Gamma hygrométrique globalisée dans la zone extérieure pour le groupe G.
PGCCTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone profonde pour le groupe C.
PGEETG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone profonde pour le groupe E.
PGFFTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone profonde pour le groupe F.
PGGGTG	100	Gamma thermique globalisé dans la zone profonde pour le groupe G.
PGCCHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone profonde du groupe C.

Symbole	Longueur vecteur	Signification
PGEEHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone profonde du groupe E.
PGFFHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone profonde du groupe F.
PGGGHG	100	Gamma hygrométrique globalisé dans la zone profonde du groupe G.
RTET	100	Coefficient de répartition dû à la température (zone ext.).
RTPT	100	Coefficient de répartition dû à la température (zone profonde).
RTEH	100	Coefficient de répartition dû à l'humidité relative (zone ext.).
RTPH	100	Coefficient de répartition dû à l'humidité relative (zone profonde).
MAN	1	Coefficient de mortalité affectant le groupe AN.
MAS	1	Coefficient de mortalité affectant le groupe AS.
MBN	1	Coefficient de mortalité affectant le groupe BN.
MBS	1	Coefficient de mortalité affectant le groupe BS.
MC	1	Coefficient de mortalité affectant le groupe C.
ME	1	Coefficient de mortalité affectant le groupe E.
MF	1	Coefficient de mortalité affectant le groupe F.
MG	1	Coefficient de mortalité affectant le groupe G.

III. RESULTATS

L'analyse détaillée des résultats obtenus par cette méthode de simulation sera donnée dans la deuxième partie de ce travail. Néanmoins, nous présentons dans les figures 1 et 2 un exemple de tracé.

Nous avons simulé un milieu écologique constitué de 2 zones (zone extérieure et profonde) où les conditions climatiques sont différentes et varient en fonction du temps. Suivant leurs préférendums, les animaux choisissent la zone leur convenant le mieux.

La période expérimentale est divisée en 30 unités de temps. Les valeurs des données sont reprises dans le table 1.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. le Professeur Paul BERTHET (Université de Louvain) d'avoir bien voulu nous conseiller en divers points de ce travail.

Les passages en ordinateur ont été assurés par le Centre de Calcul de l'Université de Liège.

TABLEAU 1

Données utilisées pour la simulation d'un système écologique à 2 zones climatiquement différentes (pour la signification des abréviations, voir pages 47 et suivantes).

```
****************************************************************************

DONNFES
 SALA    SALB    DA      DB      DC      DE      DF      DG     VA      VB      VC
  0.50    0.70   5.00   10.00    1.00    1.50    2.00    2.50 100.00  40.00    4.00
  VE      VF      VG      NA      NB      NC      NE      NF      NG     TRA     TRB
  3.20    2.00   1.00    0.50    0.50    0.50    0.50    0.50    0.50    0.10    0.20
 TRC     TRE     TRF     TRG    OTRAN   OTRAS   OTRBN   OTRBS   OTRC    OTRE
  0.30    0.40   0.50    0.60  100.00  100.00  100.00  100.001000.001000.001000.00
 OTRG    OAN     OAS     OBN     OBS     OC      OE      OF      OG     DZA     DZB
1000.00 300.00 300.00  300.00  300.003000.003000.003000.003000.00  10.00   10.00
   DZC     DZF     DZE     DZG    POAN    POAS    POBN    POBS    POC     POF     POF
 10.00   10.00   10.00   10.00   50.00   50.00   50.00   50.00   50.00   50.00   75.00
   POG     BE      PP   GAMJA   GAMJB   GAMJC   GAMJE   GAMJF   GAMJG     JJ   EPSJA
150.00   20.00    0.50  10.00   10.00   10.00   10.00   10.00   10.00   10.00    0.20
 EPSJB
   0.20
 I1       K1      K2      K3      K4      K5
 30        5      10      15      20      25
          Y                X              U1
     10000.000           40.000  900000000.000
 PRGXAN  PRGXAS  PRGXBN  PRGXBS
   1.00    1.00    1.00    1.00
****************************************************************************
```


RESUME

Un modèle écologique simulant les relations entre 2 populations de carnivores et 4 populations d'herbivores vivant dans 2 zones climatiquement différentes a été développé.

Après discussion des modèles mathématiques précédemment décrits, on détaille les paramètres physiques et biologiques utilisés, ainsi que leurs relations. Ces relations sont quantifiées sous forme de plusieurs systèmes d'équations. Les systèmes sont programmés en FORTRAN IV. 35 sous-programmes sont utilisés : leur rôle et le détail de leur structure est donné, ainsi que les procédures d'assemblage pour les ordinateurs IBM 360/65 et 360/44.

Des exemples des résultats obtenus sont donnés.

SUMMARY

An ecological model simulating the relations between 2 carnivorous and 4 herbivorous populations living in 2 areas of different climate was developed.

After discussion of mathematical models previously described, one details the physical and biological parameters used, and also their relations. These relations are quantified in some equation systems. Systems are programmed in FORTRAN IV.

35 subroutines are used : their object and their structure is given, with the assembly procedure for IBM 360/65 and 360/44 computers.

Some examples of results obtained by these methods are given.

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ANON.
1965. *Instrum. Control Syst.* [38 (6), 129.]

BAILEY, N. T. J.
1950. *Biometrika.* (37, 193.)
1957. *The mathematical theory of epidemics* (Hofner Pub. Co., New-York.)
1968. *Biometrika.* (55, 189.)

BAILEY, V. A.
1931. *Quart. J. Math.* (2, 68.)
1933a. *Proc. Cambridge Phil. Sec.* (29, 487.)
1933b. *J. Proc. roy. Soc. N. S. W.* (66, 387.)
1934. *Proc. roy. Soc.* (A, 143, 75.)

BARNETT, V. D.
1962. *Biometrics.* (18, 76.)

BARROWS, V. M.
1907. *J. Exp. Zool.* (4.)

BARTLETT, M. S.
1949. *J. Roy. Statis. Soc. Ser. B.* (11, 211.)
1955. *An introduction to stochastic processes.* (Cambridge University Press.)
1956. *Deterministic and stochastic models for recurrent epidemics in Proceedings 3rd Berkeley Symposium on mathematical statistics and probability.* (4, 81; Univ. of California Press.)
1957. *Biometrika.* (44, 27.)
1960. *Stochastic populations models in ecology and epidemiology.* (Methuen eds, London.)

BARTLETT, M. S., GOWER, J. C., LESLIE, P. H.
1960. *Biometrika.* (47, 1.)

BERTRAND, D.
1962. *C. R. Acad. Sci.* [254 (16), 3037.]

BEVERTON R. J. H., HOLT, S. J.
1957. *On the dynamics of exploited fish populations.* (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London, Fish. Invest., Ser. 2, vol. 19.)

BODENHEIMER, F. S.
1938. *Problems of animal ecology.* (Oxford Univ. Press.)

BODENHEIMER, F. S. and SCHIFFER, M.
1952. *Acta Biotheor.* (10, 23.)

BURNETT, T.
1953. *Ecology.* (34, 322.)
1956. *Ann. Entomol. Soc. Am.* (49, 55.)
1958. *Can. Entomologist.* (90, 179.)
1959. *Ann. Rev. Entomol.* (4, 235.)

CAGLE, F. R.

1953. *Tulane Stud. Zool.* (1, 31.)
1956. *Tulane Stud. Zool.* (4, 79.)

CALHOUN, J. B. and CASBY, J. U.

1958. *Public Health Monograph Nr. 55.* (U. S. Govt. Printing Office, Washington.)

CANCE, B., GARFINKEL, D., HIGGINS, J. J. and HESS, B.

1960. *J. Biol. Chem.* (235, 2426.)

CHANCE, B., HIGGINS, J. J. and GARFINKEL, D.

1962. *Federation Proc.* (21, 75.)

CHIANG, C. L.

1954. *Competition and other interactions between species in Statistics and Mathematics in Biology.* (197, Kempthorne, O., Bancroft, T. A., Gowen, J. W. and Lush, J. L., eds., Iowa State Coll. Press.)
1957. *Biometrics.* (13, 79.)

CROMBIE, A. C.

1945. *Proc. roy. Soc.* (B, 132, 362.)
1946. *Proc. roy. Soc.* (B, 133, 78.)

DEBACH, P. and SMITH, H. S.

1941. *Ecology.* (22, 363.)
1945. *J. Econ. Entomol.* (34, 741.)
1947. *Ecology.* (28, 290.)

DIXON, A. F. G.

1959. *J. Anim. Ecol.* (28, 259.)

FELLER, W.

1939. *Acta biotheor.* (5, 11.)
1940. *Acta biotheor.* (5, 51.)

FITCH, H. S.

1949. *Ecology.* (30, 520.)

GARFINKEL, D.

1962a. *Nature.* (194, 856.)
1962b. *J. Theoret. Biol.* (3, 412.)
1965. *Simulation of ecological systems, in Computers in Biomedical Research.* (Stacy, R. W. and Waxman, B., eds., Academic Press, N-Y.)
1967. *J. Theor. Biol.* (14, 46.)

GARFINKEL, D., MAC ARTHUR, R. and SACK, R.

1964a. *Ann. N-Y. Acad. Sc.* (115, 943.)

GARFINKEL, D., RUTLEDGE, J. D. and HIGGINS, J. J.

1961. *Comm. Assoc. Comput. Mach.* (4, 559.)

GARFINKEL, D. and SACK, R.

1964b. *Ecology.* (45, 502.)

GAUSE, G. F.

1934. *The struggle for Existence.* (Williams and Wilkins Co., Baltimore.)

GAUSE, G. F. and WITT, A. A.

1935. *American Nat.,* (69, 596.)

HASSELL, M. P.

1969. *J. Anim. Ecol.* (38, 567.)

HASSELL, M. P. and VARLEY, G. C.

1969. *Nature.* (223, 1133.)

HOBSON, R. P.

1935. *Ann. Appl. Biol.* (22, 294.)
1936. *Ann. Appl. Biol.* (23, 845.)

HOLLING, C. S.

1959. *Can. Entomologist.* (91, 293.)
1959. *Can. Entomologist.* (91, 385.)

1961. *Ann. Rev. Entomol.* (6, 163.)
1963. *Mem. entomol. Soc. Canada.* (32, 22.)
HUFFAKER, C. B. and KENNETT, C. E.
1969. *Can. Entomol.* (101, 425.)
ILSE, D.
1937. *Nature.* (140, 544.)
JENNRICH, R. I. and TURNER, F. S.
1969. *J. Theor. Biol.* (22, 227.)
JONES, E. P.
1937. *Brit. S. Afr. Co. Mazoe Citrus exp. Sta.* (Publ. n° 6, 41.)
KENDALL, D. G.
1948. *Ann. Math. Statist.* (19, 1.)
1949. *J. Roy. Statis. Soc.* (B, 11, 230.)
KLOMP, H.
1959. *Proc. intern. Cong. Zool.* (15, 797.)
KRAMER, S.
1960. *J. N-Y. Entomol. Soc.* (68, 3.)
LAING, J.
1937. *J. Anim. Ecol.* (6, 298.)
LARSON, R., SELLERS, P. and MEYER, R.
1962. *Comm. Ass. Computing Machin.* (5, 63.)
LEFKOVITCH, L. P.
1965. *Biometrics.* (21, 1.)
1966. *Bull. math. biophys.* (28, 219.)
LEGAY, J. M.
1968. *Bull. math. biophys.* (30, 33.)
LEON, J. A.
1968. *Acta biol. venez.* (6, 105.)
LESLIE, P. H.
1945. *Biometrika.* (33, 183.)
1948. *Biometrika.* (35, 213.)
1957. *Biometrika.* (44, 314.)
1958. *Biometrika.* (45, 16.)
1959. *Physiol. Zool.* (32, 151.)
1960. *Biometrika.* (47, 196.)
1962. *Biometrika.* (49, 1.)
LESLIE, P. H. and GOWER, J. C.
1958. *Biometrika.* (45, 316.)
LESLIE, P. H. and RANSON, R. M.
1940. *J. Anim. Ecol.* (9, 27.)
LESLIE, E. G. and PARK, T.
1949. *Ecology.* (30, 469.)
LEWIS, E. G.
1942. *Sankhyà.* (6, 93.)
LEYTON, M. K.
1968. *Math. Biosci.* (3, 413.)
LLOYD, D. C.
1938. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B.* (561, 275.)
LOTKA, A. L.
1907. *Science.* (26, 21.)
1912. *Nature.* (88, 497.)
1920. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S.* (6, 410.)
1923. *J. Wash. Acad. Sci.* (13, 152.)

1925. *Elements of physical biology.* (Williams and Wilkins, eds., Baltimore.)
1932. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.* (18, 172.)
1932. *J. Wash. Acad. Sci.* (22, 461.)

MAC ARTHUR, R.
1955. *Ecology.* (36, 533.)

MANN, K. H.
1969. *Adv. Ecol. Res.* (6, 1.)

MILLER, C. A.
1959. *Can. Entomologist.* (91, 457.)
1960. *Can. Entomologist.* (92, 839.)

MOOK, J. H., MOOK, L. J. and HEIKENS, H. S.
1960. *Arch. néerl. Zool.* (13, 448.)

NICHOLSON, A. J. and BAILEY, V. A.
1935. *Proc. Zool. Soc. London.* (551.)

ODUM, H. F. and ALLEE, W. C.
1954. *Ecology.* (35, 95.)

O'NEILL, R. V.
1969. *J. Theor. Biol.* (22, 284.)

PEARL, R.
1932. *J. Exp. Zool.* (63, 57.)
1934. *Struggle for existence.* (Williams and Wilkins, eds., Baltimore.)

PEARL, R. and PARKER, S. L.
1922. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.* (8, 212.)

PEARL, R. and REED, L. J.
1920. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.* (6, 275.)

POLLARD, J. H.
1966. *Biometrika.* (53, 397.)

PROP, N.
1960. *Arch. néerl. Zool.* (13, 380.)

REDDINGIUS, J.
1963. *Acta biotheor.* (16, 183.)

RESCIGNO, A.
1968. *Bull. Math. Biophys.* (30, 291.)

RESCIGNO, A. and RICHARDSON, I. W.
1965. *Bull. Math. Biophys.* (27, 85.)
1967. *Bull. Math. Biophys.* (29, 377.)

SALT G.
1932. *Bull. ent. Res.* (23, 211.)
1934. *Proc. Roy. Soc. London, B.* (114, 455.)

SILLIMAN, R. P.
1966. *U. S. Fish and Wildlife Service Fishery Bull.,* (66, 31.)

SINIFF, D. B. and JESSEN, C. R.
1969. *Adv. Ecol. Res.* (6, 185.)

SKUTCH, A. F.
1950. *Ecology.* (31, 464.)

SLOBODKIN, L. B.
1961. *Growth and regulation in animal populations.* (Holt, Rinehart and Winston, eds., N-Y.)

SMITH, F. E.
1963. *Ecology.* (44, 651.)

STANLEY, J.
1932. *Canadian J. Res.* (6, 632.)
1932. *Canadian J. Res.* (7, 426.)
1934. *Canadian J. Res.* (11, 728.)

STUMPF, W. and MOHR, C. O.
1962. *J. Wildl. Mgmt.* (26, 149.)
TAKAHASHI, F.
1968. *Res. Population Ecol.* (10, 54.)
TALLIS, G. M. and LEYTON, M. K.
1969. *Math. Biosci.* (4, 39.)
TAYLOR, N. W.
1967. *Ecology.* (48, 290.)
TERCAFS, R. R.
1968. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* (44, 1.)
THOMPSON, W. R.
1922. *C. R. Acad. Sc.* (174, 1201.)
1922. *C. R. Acad. Sc.* (174, 1433.)
1922. *C. R. Acad. Sc.* (175, 65.)
1924. *Ann. Fac. Sc. Marseille.* (2, 69.)
1928. *Parasitology.* (20, 90.)
1939. *Parasitology.* (31, 299.)
THOMPSON, W. A. and WEISS, G. H.
1963. *Bull. Math. Biophys.* (25, 203.)
THORPE, W. H. and CAUDLE, H. B.
1939. *Parasitology.* (30, 523.)
TINBERGEN, L.
1960. *Arch. néerl. Zool.* (13, 265.)
TINBERGEN, N.
1932. *Zeitschr. vergl. Physiol.* (16, 305.)
1935. *Zeitschr. vergl. Physiol.* (21, 699.)
ULLYETT, G. C.
1936. *Proc. Roy. Soc. London, B.* (120, 263.)
1943. *J. Entomol. Soc. S. Africa.* (6, 65.)
1945. *J. Entomol. Soc. S. Africa.* (8, 123.)
1949a. *Can. Entomologist.* (81, 25.)
1949b. *Can. Entomologist.* (81, 285.)
1953. *Mém. ent. Soc. S. Afri.* (2.)
ULLYETT, G. C. and DE VRIES, A. H.
1940. *Union S. Afr. Dep. Agric. Sci. Bull.* (224.)
UTIDA, S.
1941a. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.* (48, 1.)
1941b. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.* (49, 1.)
1941c. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.* (49, 21.)
1941d. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.* (51, 1.)
1941e. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.* (51, 27.)
1942a. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.* (53, 1.)
1942b. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.* (53, 19.)
1943a. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.* (54, 1.)
1943b. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.* (54, 23.)
1943c. *Oyô-Kontyu.* (4, 117.)
UTZ, W. R.
1961. *Bull. Math. Biophys.* (23, 261.)
UTZ, W. R. and WALTMAN, P. E.
1963. *Bull. Math. Biophys.* (25, 75.)
VANDERMEER, J. H.
1969. *Ecology.* (50, 362.)
VARLEY, G. C.
1959. *J. Roy. Soc. Arts.* (107, 475.)

VARLEY, G. C. and GRADWELL, G. R.
1968. *Proc. Roy. Entomol. Soc.* (4, 132.)
1963. *Proc. Ceylon Assoc. Adv. Sci.* (18, 142.)

VERHULST, P. F.
1838. *Correspondances math. et phys.* (10, 113.)

VOLTERRA, V.
1926. *Mem. reale accad. nazl. Lincei, Clase sci. fis. mat. e nat., ser. Sesta.* (2, 31.)
1937. *Acta biotheor..* (3, 1.)
1938. *Human biol.* (10, 1.)

WALTERS, C. J.
1969. *Trans. amer. Fish. Soc.* (98, 505.)

WANGERSKY, P. J. and CUNNINGHAM, W. J.
1956. *Proc. Nation. Acad. Sc. U. S.* (42, 699.)
1957. *Ecology.* (38, 136.)

WARNKE, G.
1931. *Zeitschr. vergl. Physiol.* (14, 121.)

WATT, K. E. F.
1955. *Ecol. Monographs.* (25, 269.)
1956. *J. Fishery Research Board Can.* (13, 613.)
1959a. *Can. Entomologist.* (91, 129.)
1959b. *Ecol. Monographs* (29, 367.)
1960. *Can. Entomologist.* (92, 674.)
1961a. *Science.* (133, 706.)
1961b. *The conceptual formulation and mathematical solution of practical problems in population input-output dynamics in The Exploitation of Natural populations.* (Blackwell Publ. Co., Oxford.)
1961c. *Can. Entomologist.* (Suppl. 19, 62 p.)
1962a. *Ann. Rev. Entomol.* (7, 243.)
1963. *Mem. entomol. Soc. Canada.* (32, 83.)
1966. *Systems analysis in Ecology.* (Academic Press, N-Y.)
1968. *Ecology and ressource management.* (Mc. Graw-Hill Book Co., N-Y.)

YULE, G. U.
1924. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B.* (213, 21.)